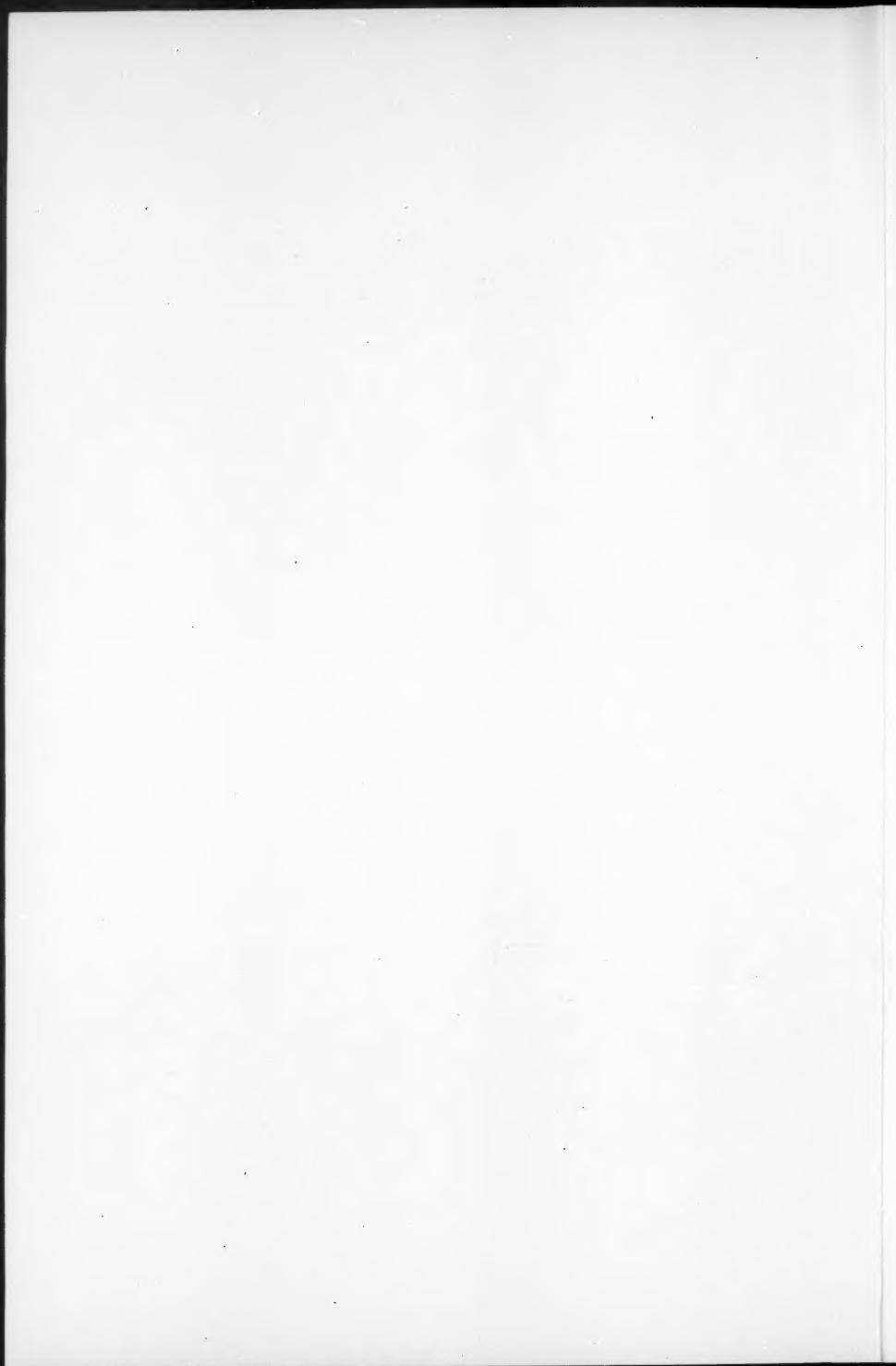


CHROMOSOMA

11. BAND



CHROMOSOMA

HERAUSGEGEBEN VON

H. BAUER WILHELMSHAVEN	T. CASPERSSEN STOCKHOLM	C. D. DARLINGTON OXFORD
TH. DOBZHANSKY NEW YORK	L. GEITLER WIEN	A. MUNTZING LUND
F. OEHLKERS FREIBURG I. BR.	F. SCHRADER DURHAM	J. SEILER ZURICH

11. BAND

MIT 470 TEXTABBILDUNGEN UND 1 PHOTOTAFEL



SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1960/61

Alle Rechte, einschließlich das der Übersetzung in fremde Sprachen und das der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung, vorbehalten. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0,30 pro Seite zu verwenden. Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften

Springer-Verlag OHG / Berlin · Göttingen · Heidelberg
Printed in Germany

Unveränderter Nachdruck 1975
Springer-Verlag, Berlin · Heidelberg · New York
Druck: Franz Wolf, Heppenheim

Inhalt des 11. Bandes

1. Heft

(Abgeschlossen am 19. Februar 1960)

	Seite
JOHN, B., K. R. LEWIS and S. A. HENDERSON, Chromosome abnormalities in a wild population of <i>Chorthippus brunneus</i> . With 27 Figures in the Text	1
CZEIKA, G., Größenunterschiede der Chromosomen von <i>Kleinia spinulosa</i> . Mit 1 Textabbildung	21
TSCHERMAK WOESS, E., Über den Einbau von H^3 -Thymidin in die DNS und die Endomitotestätigkeit in der Wurzel von <i>Vicia faba</i>	25
SEILER, J., unter Mitarbeit von KÄTE SCHÄFFER, Untersuchungen über die Entstehung der Farthenogenese bei <i>Solenobia triquetrella</i> F. R. (<i>Lepidoptera, Psychidae</i>). II. Mitteilung. Analyse der diploid parthenogenetischen <i>S. triquetrella</i> . Verhalten, Aufzuchtreultate und Zytologie. Mit 31 Textabbildungen und 1 Tafel.	29

2. Heft

(Abgeschlossen am 2. Mai 1960)

SCHRADER, F., Cytological and evolutionary implications of aberrant chromosome behavior in the harlequin lobe of some <i>Pentatomidae</i> (<i>Heteroptera</i>). With 63 Figures in the Text	103
KROEGER, H., The induction of new puffing patterns by transplantation of salivary gland nuclei into egg cytoplasm of <i>Drosophila</i> . With 5 Figures in the Text	129
CROUSE, H. V., The nature of the influence of X-translocations on sex of progeny in <i>Sciara coprophila</i> . With 11 Figures in the Text	146
WALTERS, M. S., Rates of meiosis, spindle irregularities and microsporocyte division in <i>Bromus trinii</i> \times <i>B. carinatus</i> . With 54 Figures in the Text	167
RÖBBELEN, G., Beiträge zur Analyse des <i>Brassica</i> -Genoms. Mit 10 Textabbildungen	205
WILSON, G. B., and A. H. SPARROW, Configurations resulting from iso-chromatid and iso-subchromatid unions after meiotic and mitotic prophase irradiation. With 13 Figures in the Text	229
HALAKA, O., The structure of bivalents in the <i>Homoptera Auchenorrhyncha</i> . With 25 Figures in the Text	245
BEERMANN, W., Der Nukleolus als lebenswichtiger Bestandteil des Zellkernes. Mit 11 Textabbildungen	263

3. Heft

(Abgeschlossen am 8. Juli 1960)

MORRISON, J. W., and T. RAJATHY, Chromosome behaviour in autotetraploid cereals and grasses. With 1 Figure in the Text	297
JAIN, H. K., Induced neo-centric activity in chromosome ends. With 3 Figures in the Text	310
VAN'T HOF, J., G. B. WILSON and A. COLON, Studies on the control of mitotic activity. The use of colchicine in the tagging of a synchronous population of cells in the meristem of <i>Pisum sativum</i> . With 5 Figures in the Text	313
ABEL, W. O., Untersuchungen über die mutagene Wirkung von Maleinsäurehydrazid an <i>Sphaerocarpus donnellii</i> . Mit 10 Textabbildungen	322
BIER, K., Der Karyotyp von <i>Calliphora erythrocephala</i> MEIGEN unter besonderer Berücksichtigung der Nährzellkernachromosomen im gebündelten und gepaarten Zustand. Mit 27 Textabbildungen	335

4. Heft

(Abgeschlossen am 27. September 1960)

Seite

CHRISTENSEN, B., A comparative cytological investigation of the reproductive cycle of an amphimictic diploid and a parthenogenetic triploid form of <i>Lumbricillus lineatus</i> (O.F.M.) (Oligochaeta, Enchytraeidae). With 19 Figures in the Text	365
SCHOLL, H., Die Oogenese einiger parthenogenetischer Orthocladiinen (Diptera). Mit 22 Textabbildungen	380
NICKLAS, R. B., The chromosome cycle of a primitive cecidomyiid — <i>Mycophila speyeri</i> . With 22 Figures in the Text	402
RÜSCH, M.-E., Untersuchungen über Geschlechtsbestimmungsmechanismen bei Copepoden. Mit 15 Textabbildungen	419
WILSON, J. Y., Chiasma frequency in the two sex mother-cells of a hermaphrodite. With 1 Figure in the Text	433
SYBENGA, J., Non-random distribution of chiasmata in rye, <i>Crotalaria</i> and coffee. With 5 Figures in the Text	441
CARNIEL, K., Beiträge zum Sterilitäts- und Befruchtungsproblem von <i>Rhoeo discolor</i> . Mit 2 Textabbildungen	456
HARTE, C., und I. ZINECKER-BRAUER, Über das Mitoseverhalten in den Wurzelspitzen von <i>Vicia faba</i> . II. Analyse der Variabilität der Mitosehäufigkeit. Mit 2 Textabbildungen	463

5. (Schluß-)Heft

(Abgeschlossen am 20. Januar 1961)

YAMASAKI, N., Differentielle Färbbarkeit der somatischen und meiotischen Metaphasechromosomen von <i>Cypripedium debile</i> nach DNase-Behandlung. Mit 16 Textabbildungen	479
OHNO, S., Sex chromosomes and microchromosomes of <i>Gallus domesticus</i> . With 17 Figures in the Text	484
GEYER-DUSZYŃSKA, I., Chromosome behavior in spermatogenesis of <i>Cecidomyiidae</i> (Diptera). With 30 Figures in the Text	499
SASAKI, M., Observations on the modification in size and shape of chromosomes due to technical procedure. With 9 Figures in the Text	514
EHRENDORFER, F., Akzessorische Chromosomen bei <i>Achillea</i> : Struktur, cytologisches Verhalten, zahlenmäßige Instabilität und Entstehung. (Zur Phylogenie der Gattung <i>Achillea</i> , V.) Mit 5 Textabbildungen	523
PATAU, K., and N. K. DAS, The relation of DNA synthesis and mitosis in tobacco pith tissue cultured in vitro. With 8 Figures in the Text	553
RIEGER, R., und A. MICHAELIS, Beziehungen zwischen dem Wurzelwachstum und der Sensibilität der Wurzelmeristeme gegenüber verschiedenen Radio-mimeticum bei <i>Vicia faba</i>	573
Register	582

From the Genetics Department, The University of Birmingham,
and The Department of Botany, The University of Oxford

CHROMOSOME ABNORMALITIES IN A WILD POPULATION OF CHORTHIPPUS BRUNNEUS

By

B. JOHN, K. R. LEWIS and S. A. HENDERSON

With 27 Figures in the Text

(Received October 6, 1959)

A. Introduction

Selection has ensured that cell division is usually an efficient process but it can be upset by an unfavourable environment or an unbalanced genotype. Sometimes, mitotic errors during development are revealed in mosaics of various kinds. Sometimes they lead to the precipitous death of the individual and sometimes, though the individual survives, the unbalanced cells produced by the abnormal division do not survive; or, where they do, they are unable to divide again except in special circumstances. For these reasons they are often difficult to detect.

Abnormalities are common in tissues like the tapetum and endosperm which have no future in either heredity or development but these are of particular rather than general interest. Of greater biological significance are those anomalies which occur in the germ line for although heredity depends on the accurate perpetuation of the genotype, errors during replication and segregation and their recombination provide the material for evolution.

The situation is paradoxical: chromosomally abnormal cells which often have a smaller chance of survival in short-term heredity have a role to play in evolution. How ever the paradox is resolved, those abnormalities which have the greatest chance of survival are, for that reason, the easiest to detect.

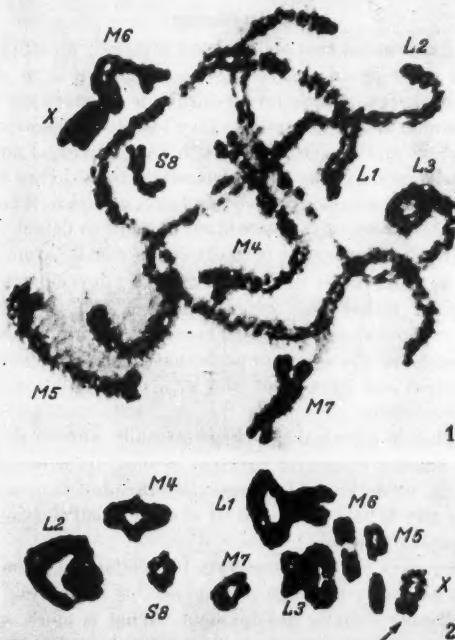
Usually, errors in the germ line have little effect on general development and consequently they are more amenable to analysis than those which occur during somatic development. What is more, many errors are peculiar to meiosis because they depend on chromosome pairing and on recombination. Indeed, recombination between homologous chromosomes can, itself, be regarded as a regularised error.

Just as there are abnormal cells within individuals so there are abnormal individuals within populations and abnormal populations within species. Abnormal individuals must arise from abnormal cells. They are not common but they are revealed by sufficient sampling.

The present paper describes a sample from a wild population of *Chorthippus brunneus* THUNBERG (Family *Acriidae*: sub-family *Truxalinae*) in which we have found an error at meiosis common to most of the individuals. In addition the sample included one individual with more extensive abnormalities.

B. Material and Technique

The material consisted of 40 specimens of a wild population of *C. brunneus* taken at Penylan Quarry, Cardiff, Wales, during the meiotic season July—September 1958. The testes of male imagines and nymphs were vivisected under insect saline and fixed immediately in 1:3 acetic alcohol. Squash preparations of the fixed follicles were made in acetic orcein, aceto-carmine and in the Feulgen stain.



Figs. 1 and 2 ($\times 1,550$). 1: Pachytene, note precocious autosome (M_4) associated with the heterochromatic univalent X . Other autosomes showing precondensed ends. 2: Metaphase I, note differential appearance of the X which is negatively heterochromatic except for its centric end (arrow)

C. Observation

I. The Chromosomes

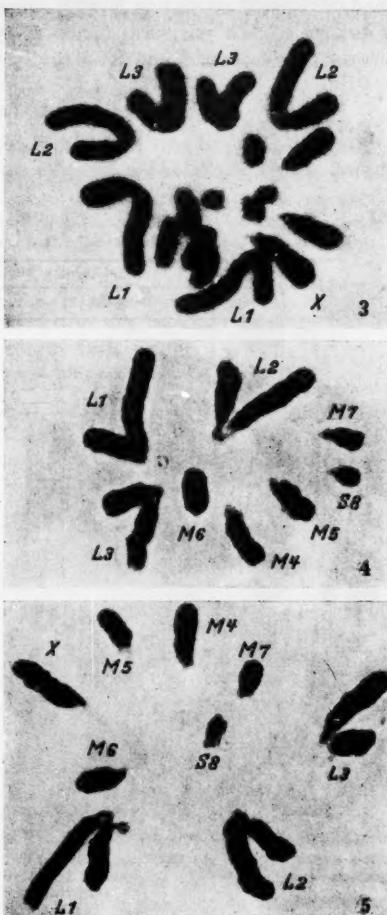
The male of *C. brunneus* has $2n = 17$ chromosomes. The complement includes eight pairs of autosomes and an unpaired X chromosome

(Figs. 1 and 2). The autosomes (Figs. 3—5) include three large metacentric pairs (L_{1-3}), four medium sized acrocentric pairs (M_{4-7}) and a single small acrocentric pair (S_8). The L chromosomes can be individually distinguished because:

1. L_3 is smaller than L_1 and L_2 which are about the same size, and
2. the centromere of L_2 is more nearly median than that of L_1 .

The X chromosome is acrocentric and slightly larger than the M_4 chromosome when it is condensed to the same degree (cf. DARLINGTON 1936). The X is alloyclic relative to the autosomes. It is precociously condensed at first meiotic prophase and undercondensed at mitosis. At first metaphase of meiosis too it is understained except for the centric end which retains the degree of condensation shown during prophase (Fig. 2: cf. LEWIS and JOHN 1959a).

The first division is usually reductional for the X chromosome but not uncommonly it lags at this stage and on rare occasions such laggards have been found to divide. M_7 and S_8 bivalents also lag sometimes (cf. WHITE 1951) but separate eventually. Presumably the lagging in these cases is due to nothing more than delayed terminalisation though why this should preferentially affect the small bivalents is not com-



Figs. 3—5 ($\times 1,550$). Morphology of the chromosome complement. 3: Mitotic metaphase. 4 and 5: Polar views of anaphase II groups without (4) and with (5) the X chromosome

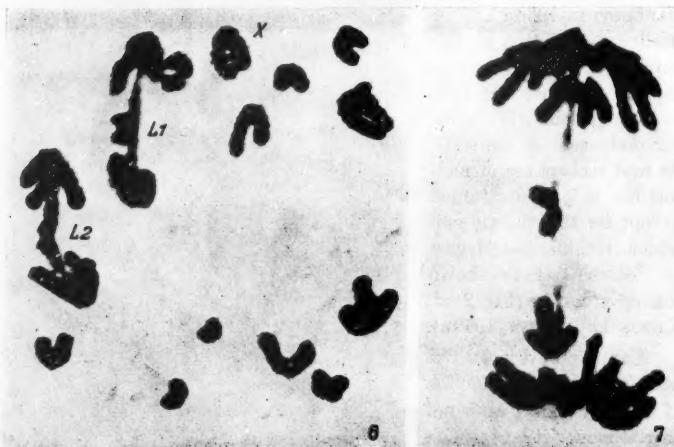
pletely clear: we have observed delay in the congression of small bivalents and this may explain why they lag. In L and M₄ bivalents, on the other hand, chromatid separation is often arrested leading to the formation of bridges at first anaphase. Some of these bridges also result from delayed terminatation but the majority do not come in this category.

II. The Bridges

L and M₄ bridges were found in all individuals examined with cells at first anaphase (Table 1). In some cases the total number of cells

Table 1. *Incidence of chromatid bridges at first anaphase in 1107 cells from 30 individuals of C. brunneus.* In no individual were fewer than 10 cells scored

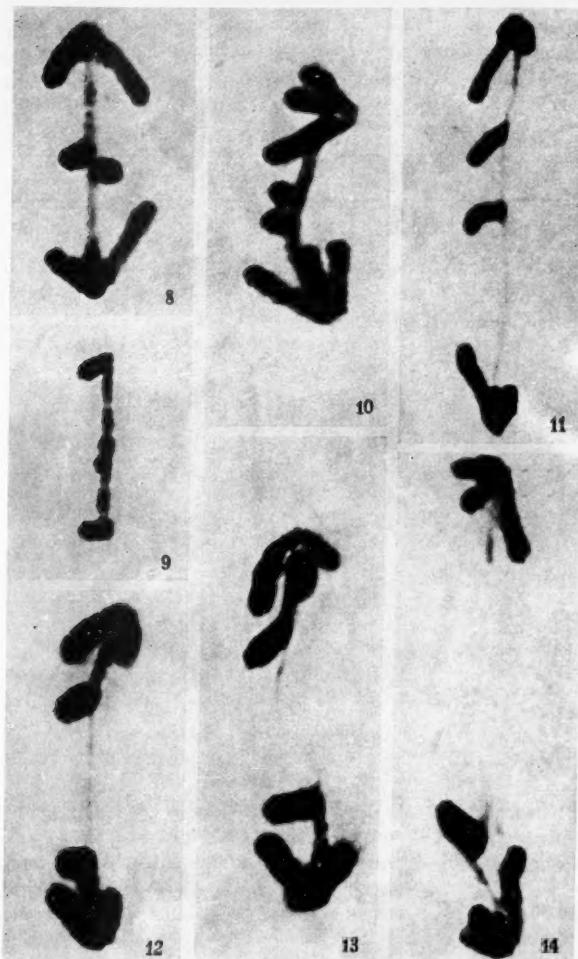
% cells with bridges									
<6	6—10	11—15	16—20	21—25	26—30	31—35	36—40	41—45	
1	5	6	8	2	4	1	2	1	
No. individuals per class									



Figs. 6 and 7 ($\times 1,550$). 6: Anaphase I in a cell with chromatid bridges in both L₁ and L₂ bivalents (individual 19). 7: Telophase I in a cell with a persistent chromatid bridge (individual 35)

scored was unfortunately low (<10); this is not surprising because anaphase is of short duration.

Usually a bridge was found in only one bivalent per cell but sometimes two (Table 2: Fig 6), less frequently, three, bivalents per cell were affected. In those cells where the bridges can be individually identi-

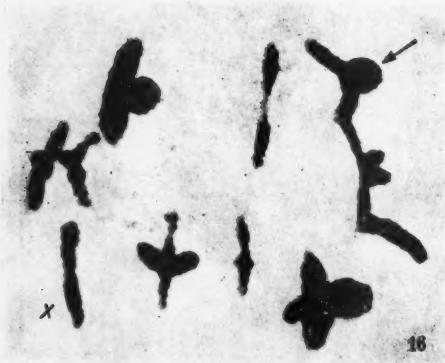


Figs. 8—14 ($\times 2,070$). Selected chromatid bridges at anaphase I. 8: L_1 (individual 35). 9: M_4 (individual 16). 10: L_3 (individual 18). 11: L_3 (individual 33). 12: L_2 (individual 30). 13: L_1 (individual 10), note breakage of bridge between the locus of association. 14: L_1 (individual 25), note breakage of bridge between the centromere and the locus of association.

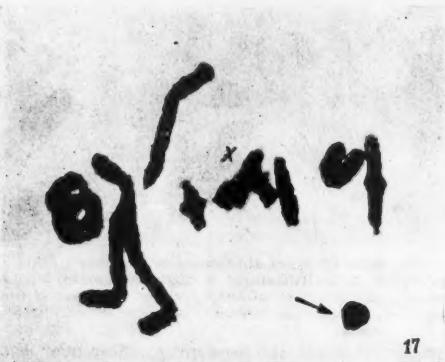
fied they appear to occur independently. Moreover the bridges are constant in appearance irrespective of the precise chromosome involved; they are chromatid bridges and their occurrence is not associated with



15



16



17

Figs. 15—17 ($\times 1,550$). All metaphase I cells from individual 8. 15 and 16: note protuberance on the L_2 bivalents (arrow). 17: note free acentric ring fragment (arrow) and absence of protuberance on the L_2 bivalent

the presence of free fragments. A bridge results from an interstitial association between chromatids such that the distal third of the long arms of the two chromatids forms a bilobed swelling in the middle of the bridge (Figs. 6—10).

Table 2. Distribution of bridges in 11 specimens of *C. brunneus*

	No. bridges per cell			Total cells with bridges	Total cells analysed
	1	2	3		
No. cells	74	11	2	87	317

At first anaphase these bridges may behave in the following ways:

1. Usually the associated arms move apart leaving a thin attenuated connecting thread (Fig. 12). This thread is Feulgen positive and subsequently breaks (Fig. 13).



Figs. 18—20 ($\times 2,070$). All L_1 bivalents from individual 8.
18 and 19: loop bivalents at diakinesis and metaphase I respectively.
20: branched bivalent at metaphase I



2. Less often, the regions distal to the point of association remain together and subsequent breakage occurs in one of the main chromatid arms (Fig. 14). In these cells one or more regions become attenuated prior to breakage (Figs. 9 and 11).

3. Infrequently the bridge may persist until telophase and be broken by the cleavage of the cell (Fig. 7).

In only three cells have bridges been observed at second division: in these the chromatids were associated terminally.

In one individual (no. 8) more extensive abnormalities were found; they were as follows:

1. Stickiness — A general stickiness was evident in some polyploid cells in which the chromosomes were clumped and connected by chromatin strands. Some diploid cells at meiosis also showed this property.

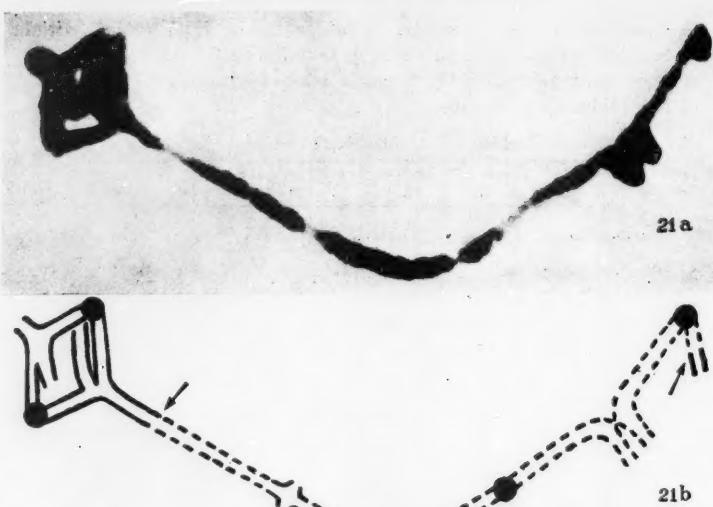


Fig. 21a and b ($\times 2,070$). Interchange association in individual 8 involving reciprocal exchange between the L_2 and L_1 bivalents. Interchange points arrowed in drawing

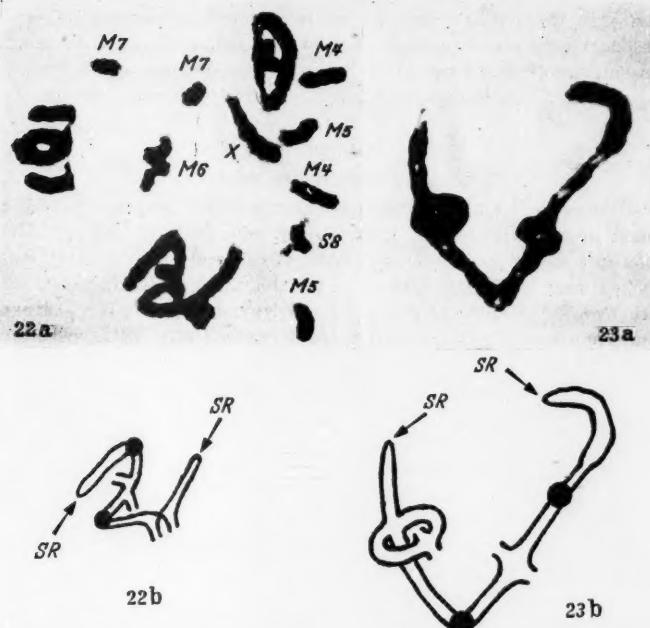
2. Delayed orientation — One or other of the L bivalents was sometimes delayed in its orientation. In such bivalents the chiasmata were nearer the centromere than in those showing normal orientation.

3. Pre-metaphase stretch — In some cells metaphase congression was preceded by a pronounced stretching of the bivalents; this was not observed to the same degree in other individuals. A comparable phenomenon was described by KLINGSTEDT (1939) in grasshopper species hybrids but he attributed it to decreased spiralisation. We think it probable that timing upsets are involved; the spindle is organised before the chromosomes are in their metaphase state. The failure of pairing observed in some cells (e.g., Fig. 21) also indicates that prophase is of shorter duration than is normal.

Table 3. Chromosome variation in 250 meiotic cells of individual no. 8

Configuration type	% observed
1. Normal	58.0
2. L_2 loop	32.4
3. L_2 branch	0.4
4. Acentric ring fragment	4.8
5. Polyploid	2.4
6. L_2 with B'' and SR	1.2
7. Interchange	0.8

4. Structural changes — These were found only in the L chromosomes:
 (a) 32.4% of the cells observed at meiosis contained an L_2 bivalent with a lateral protuberance in the long arm of one of the homologues



Figs. 22 and 23. Both from individual 8. 22: Pro-metaphase I in a cell with failure of pairing in M_4 , M_5 and M_6 , and with a L_3 bivalent showing B'' and SR ($\times 1,550$). 23: L_3 bivalent at metaphase I showing B'' with SR ($\times 2,300$)

(Table 3: Figs. 15, 16, 18, and 19). As far as can be determined the homologue with the protuberance is longer than its partner by the extent of the protuberance, which is about the same size in all cells. Its position is also constant, in the vicinity of the centromere. In one cell a "branching" of the chromosome was found in this region (Fig. 20).

Individual chromatids cannot always be traced but the loop may be of two kinds as shown in Figs. 25a and b. In some cases it may be an unresolved twist.

In addition 4.8% of the cells without a protuberance contained a ring fragment (Fig. 17). Unfortunately no first anaphase cells were found in this individual and of 25 cells scored at pachytene all showed normal pairing.

(b) Two cells were observed in which an interchange had occurred. One of the chromosomes involved in each case was the L_3 chromosome and the locus of exchange in this chromosome corresponded to the position of the protuberance (Fig. 21).

(c) In three cells what can be interpreted as chromosome (B'') breakage with sister re-union (SR) was found, and again, in the L₂ chromosome (Figs. 22 and 23). The asymmetry of the resulting bivalent suggests that this error is also associated with the loop.

D. Discussion

I. Bridges at Anaphase

Bridges similar to these we have described in *C. brunneus* have been found in many organisms, though more commonly at mitosis. Here they may occur spontaneously (DARLINGTON and UFCOTT 1941; REES 1952; BROCK 1955) or as a result of the treatment of dividing cells with either ionising radiations (LA COUR and RUTISHAUSER 1954; DAVIDSON 1957) or chemicals (DARLINGTON and KOLLER 1947; DARLINGTON and MCLEISH 1951).

Comparable bridges at meiosis have been described by KLINGSTEDT (1939) in the interspecific hybrid *Chorthippus bicolor* \times *Ch. biguttulus*, by WALTERS (1954, 1957) in similar hybrids of the genus *Bromus* and by REES (1955) in inbred rye. They have also been induced by X-ray treatment of pachytene-metaphase in *Lilium* (CROUSE 1954; MITRA 1958) and *Trillium* (WILSON, SPARROW and POND 1959).

Bridges at the first and/or the second division of meiosis may be due to a variety of causes (Fig. 24). Possibilities 1—3 are chromatid effects which should result in free fragments at some stage and the second possibility should give asymmetrical bivalents. Free fragments and asymmetrical bivalents have been observed only in the abnormal individual (No. 8) and we have found no evidence for inversion loop pairing (cf. Fig. 1). Consequently these three possibilities can be discounted. This is perhaps surprising since DARLINGTON (1936) found evidence for bridges of inversion origin in populations of *C. brunneus* (\equiv *C. bicolor* \equiv *Stauropodus bicolor*) and *C. parallelus*. The singular nature of this work, however, has been repeatedly emphasised by WHITE (1951, 1954 and 1958). Indeed, DARLINGTON himself later suggested to REES and THOMPSON (1955, footnote p. 403) that certain of the bridges which he described might have resulted from B'' with SR (Fig. 24, 3). The form of the bridges figured by DARLINGTON makes it more probable that at least some of them are of the type we describe here.

Possibilities 4 and 5 are sub-chromatid effects and imply the multiple nature of the chromosome strand. That the chromosome is multi-stranded is not generally accepted. It is true that the chromosome usually behaves either as a single or as a double stranded structure (cf. FREESE 1958) but there are other lines of evidence that this is not always the case and these have been discussed by DARLINGTON (1955). Further evidence for the multiple structure of chromosomes comes from

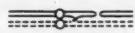
Cause	Configuration
1. Inter- (a) or intra- (b) chromosome crossing over in relatively inverted segments (structural)	
2. Inverted crossing over	
3. Chromosome breakage with sister chromatid reunion	
4. Partial reciprocal (a) or inverted (b) crossing over between homologues	
5. Partial reciprocal (a) or inverted (b) crossing over between non-sister half chromatids of sister chromatids	
6. Localised adhesion between sister (a) or non-sister (b) chromatids with or without breakage	
7. Interlocking of plectonemically coiled strands	

Fig. 24. Possible explanations of bridge formation at meiosis. Proximal chiasmata have been included where they are necessary for the formation of a bridge at first division

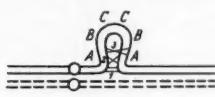
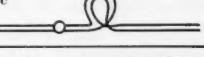
Pachytene Pairing	Crossover Types	Diplotene Configuration (only loop chromatids shown)
	1. Inverted intra-chromatid crossover	
	2. Reciprocal intra-chromatid crossover	
	3. Reciprocal sister-chromatid crossover	

Fig. 25. The consequences of intra-chromosome crossing over in an inverted duplication; 3 can give interlocking

electron microscope studies (RIS 1957) and the labelling experiments of LA COUR and PELC (1958).

In *Trillium* the chromatids at late prophase can be resolved as two-stranded structures and WILSON et al. (1959) have concluded that the 2-armed bridges observed by them are of two kinds — true and false. The

first are due to non-sister half chromatid exchange (Fig. 24, 5a) where the half chromatids are relationally coiled. ÖSTERGREN and WAKONIG (1954), on the other hand, concluded that, although bridges with two side-arms were produced following coumarin treatment of *Allium* root tips, these were not due to sub-chromatid errors. They based their conclusion on the fact that chromosome, rather than chromatid, effects were found in the following division when breakage of the bridge was prevented by colchicine treatment. The expected consequences of what were regarded as sub-chromatid errors were not found at pollen grain mitosis in *Gasteria* either (DARLINGTON and KEFALLINOU 1957). Similarly TAYLOR (1958) found no evidence for half-chromatid exchanges in his material of *Bellavia romana* but points out that these experiments do not show that sub-chromatid exchanges do not occur but, rather, indicate that if they occur they do not usually persist through a replicating cycle.

In *C. brunneus* half-chromatids cannot be resolved but the available evidence indicates that the formation of a bridge is due to an association between sister strands and not to one between chromatids of different homologues. In the latter case the two side-arms of the bridge, which should belong to different homologues, would be on opposite sides of the bridge since loops between successive chiasmata come to lie at right angles to one another. But when the bridge is produced by an association between sister strands the two side-arms should lie, at least initially, on the same side of the bridge. In the majority of cases the side arms in *Chorthippus*, like those in *Trillium*, are on the same side.

We have been unable to determine the precise nature of the association between sister chromatids in *Chorthippus* and it is possible that more than one cause can give the same superficial effect. For example, those cases where the two side arms are closely associated (Fig. 14) may be due to adhesion (Fig. 24, 6) or the relational coiling of sister chromatids (Fig. 24, 7) while the point effect (Figs. 11 and 12) may be due to an exchange or union between non-sister half chromatids (Fig. 24, 5).

The association does not appear to be related to the presence of heterochromatic segments as is the case in cold-treated *Trillium* (SHAW 1958) and in the B chromosomes of rye (MÜNTZING 1946). With the exception of M₆, which is precocious, the only observable heterochromasy in untreated cells of *C. brunneus* is shown by the ends of the autosomes (Fig. 1). That the anomaly is confined to the distal region of the longer arms of the longest chromosomes suggests some control by the centromere as in the case of *Scilla* (REES 1953; LA COUR and RUTISHAUSER 1954) and *Gasteria* (DARLINGTON and KEFALLINOU 1957).

In most organisms the chromosomes of the complement are closely synchronised in their behaviour, e.g., in their replication, orientation

and anaphase separation. Of course, certain special chromosomes, like those determining sex, often have a different cycle. Adjustment is achieved by selection but some measure of pre-adaption must be involved because a cell that does not behave properly the first time may not get a second chance.

The synchronised mechanical behaviour of the autosomes is achieved most easily when they are approximately the same size. Size differences often mean differences in chiasma frequency between bivalents and differences in the rate and degree of terminalisation which lead to asynchronous anaphase separation: lapse of sister chromatid attraction may precede proper orientation and spindle elongation may precede lapse of attraction.

In *Gasteria* there is a sharp bimodality in chromosome size and there, as in *Chorthippus*, anaphase errors are confined to the long chromosomes. In *Chorthippus* there is no such bimodality but the longest chromosomes are 7—8 times the size of the smallest (cf. DARLINGTON 1936). It is possible therefore that the bridge errors in *Chorthippus* are symptomatic of the inadequacy of an adjustment that a range of chromosome size demands — "cell mechanics ... allows only a limited pattern of shapes" (DARLINGTON 1956a). That this interpretation is reasonable is supported by the fact that the same error appears to have been described in at least 3 species, *C. brunneus*; *C. lineatus* (BĚLAŘ 1927) and *C. parallelus* (DARLINGTON 1936). The complements of these species are so similar that they cannot be distinguished morphologically.

Phenotypic differences between cells in the germ line do not usually reflect genetic differences. Thus, although the cells with bridges may give inviable products, genetically identical cells without bridges will survive to perpetuate their genetic basis (REES 1955). Competition between phenotypically different but genetically identical cells is efficient only if the elimination of the abnormal product reduces significantly the fertility of the abnormal type. When the abnormality is common selection will be very effective and a measure of stability will be rapidly reached. But as the error becomes less common, as it will with greater stability, fewer cells will be subject to selection and this probably explains why some instability is found in the majority of individuals.

The only alternative explanation, in face of their regularity of occurrence, is that selection plays a role in maintaining the bridges. It is improbable that the bridges themselves are of selective utility but their presence may be associated with a character of selective significance. This possibility is now being tested by a comparative study of bridge formation in different populations of the species.

II. The Abnormal Individual

The anomalies associated with the L₂ chromosome are more readily explained if they are regarded as secondary changes. The primary anomaly which can best account for many of the secondary effects

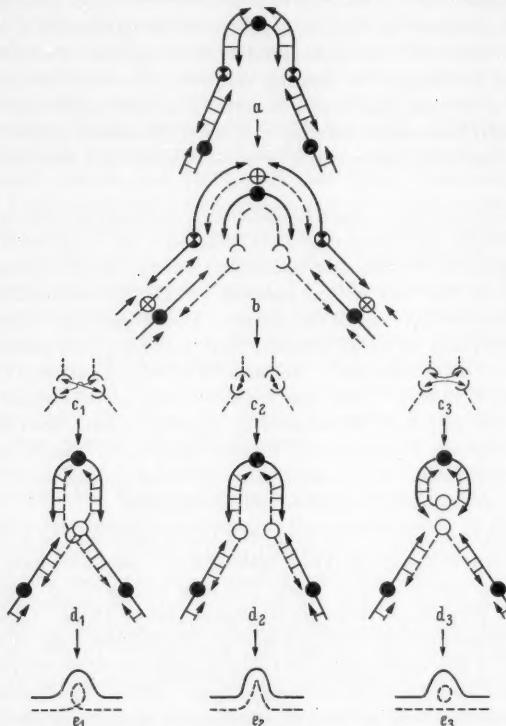


Fig. 26a—e. The formation of meiotic loops on the basis of FRESE's (1958) chromosome model. Only one homologue is shown. (a) Original chromosome prior to replication. DNA half helices and hydrogen bonds shown as solid lines, connecting blocks shown as circles. (b) Chromosome following replication. New complementary half helices shown in broken line. Connecting blocks of lower half-chromatid shown as half-circles to illustrate that linkages have not yet formed. (c and d) Possible alternative linkages in lower half chromatid leading to the formation of loop chromosomes (e). In (d) only the lower chromatid is shown

is an inverted duplication (Fig. 25). On this basis many of the secondary changes can be explained as the result of intra-chromosome pairing with reciprocal or inverted crossing over. Those that can be accounted for in this way are illustrated in Fig. 25a—c. This situation is similar to that found by FRANKEL (1949a and b) in *Triticum* except that there the duplicated inversions were terminal and in some cases longer.

Now intra-chromosome pairing is not expected under the competitive conditions of inter-chromosome pairing (cf. DARLINGTON 1956 b). It is true that some failure of inter-chromosome pairing was found in the abnormal individual but this does not characterise the cells with a loop chromosome. It is significant however that the protuberance is very near the centromere and in the L₂ bivalent effective pairing (i.e. pairing leading to chiasma formation) between homologues does not occur in this region. For the same reason, bridges and fragments are not expected at first division though inversions may be involved.

Alternatively the effects shown in Fig. 25 can be explained in terms of chromosomal breakage or regarded as errors in chromosome replication which do not necessarily depend on the pairing of homologous regions. Some of the aberrations must be regarded thus for they cannot be explained on the basis of crossing over. The interchanges, the branched chromosome and the small free fragments come in this category.

Errors in replication which do not involve actual breakage, and which are equivalent in their effects to crossing over in the loop (Fig. 25a), are illustrated in terms of FREESE's chromosome model in Fig. 26. This mechanism is not essentially different from the one we have proposed to account for some of the cases of supposed 'transmutation' (LEWIS and JOHN 1959 b). In Fig. 27 an interpretation of the branched chromosome (Fig. 20) is given: this does involve one break in an original column as must three-strand double crossing over on the basis of this model.

These explanations depend on the occurrence of a loop at the time of replication. This may be due to intra-chromosome pairing, or to torsion, when homologues are distinguished by a duplication/deficiency difference. That twisting, whatever its cause, may be important in relation to chromosome breakage has been indicated on many occasions (CATCHESIDE, LEA and THODAY 1946; REVELL 1954, 1958). However,

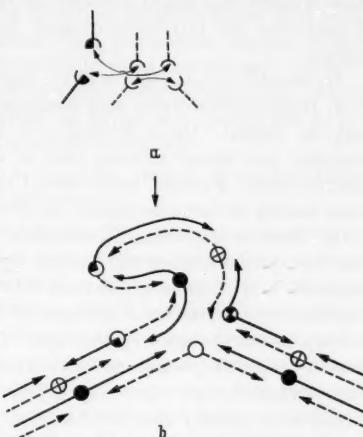


Fig. 27 a and b. Production of a branched chromosome on the basis of the model illustrated in Fig. 26. Half blocks are used to illustrate the exchange involved. During the synthesis of the new half chromatids there is an exchange of connecting blocks between the new lower and original upper half chromatid

in the 25 cells observed at pachytene in this individual loops of the type proposed were not found. Similarly DARLINGTON (1936) found that in his material of *C. parallelus*, where bridges sometimes associated with free fragments occurred, many cells at pachytene were without inversion loops. In our material it is possible that the primary structural change arose in the abnormal individual during the course of development. If then the lineage of the abnormal cells are more or less synchronised in their division this might account for the discrepancy. The alternative of regarding the formation of each loop as a primary event is very unlikely.

In the above discussion we have made a distinction between crossing over, reproductive errors and chromosome breakage. This distinction may be formal. On a Belling-type hypothesis of crossing-over for example, two strand crossing-over is, at least in some sense, a reproductive error. Further, three strand crossing-over, on all the chromosome models hitherto proposed, involves "breakage".

In *Gasteria undulata*, DARLINGTON and KEFALLINOU (1957) found that metaphase pairing was normal but that univalents were found at anaphase and these often showed mis-division. This discrepancy was explained on the basis of a 'collapse' of the bivalents concerned following a delay in orientation i.e., the lapse of attraction between sister chromatids preceded permanent orientation. We have not observed this phenomenon though what may be intra-chromosome chiasmata are resolved more quickly than others (Figs. 22, 23: cf. FRANKEL 1949). But we have observed delayed orientation in our material which we attribute to the presence of chiasmata near the centromere. The so-called P-bivalents are delayed in their orientation in inbred rye (REES 1955) and in spiders where congression is sequent (REVELL 1947). It may be significant that the pattern of chiasma distribution in *Gasteria* is of the *Chorthippus* type.

III. The Floating Variant

Chromosome behaviour is subject to genotypic control so that a change in the breeding system often leads to an increase in chromosome mutation (REES 1955, LEWIS and JOHN 1959a). This is seen most clearly following a contraction of the mating group because the structural heterozygosity that may obtain following crossing also leads to chromosome aberration.

Some of the variation between cells in the abnormal individual of *C. brunneus* is probably due to genic unbalance — an unbalance following recombination rather than a change in the breeding system. The stickiness, failure of pairing and delayed orientation, for example, would come in this category. Some of the variation is due to the

occurrence of a structural mutation during the course of development and the remainder can be regarded as the secondary effects of this change.

The evolutionary significance of single, atypical individuals such as this is debatable. The difficulty lies partly in trying to distinguish between an adapted variant and one which is of prospective utility. While it is true that no variant can be regarded as unconditionally advantageous or disadvantageous there can be little doubt that some, at least, of the variation exhibited by a population can be of little utility under any of those conditions likely to be encountered in nature. This would appear to hold for the phenodeviants discussed by LERNER (1954). These types can be regarded as the price a species has to pay for a system that provides variation and variability.

If we regard individual No. 8 in this light, then it offers little evolutionary prospect: it is a monster without hope.

There is, however, another possibility. The production of new polyploid types shows how a species can, at times, arise from a single individual — a floating variant which is at no particular advantage, and is probably at some disadvantage, until a new environment selects a new type. In this case, that floating variants exist, persist and/or recur in populations under stable conditions is of paramount importance (DARLINGTON 1958). Indeed it is possible that species arising from subspecies is the rule where spatial and/or temporal barriers exist and species from floating variants where these barriers are absent.

Viewed in this light, the floating variant may play the role of GOLDSCHMIDT'S 'hopeful monster'. But the monster may not be visibly different from its kin. The significance of large-scale structural rearrangements and numerical changes in the chromosomes does not lie so much in their effects on those aspects of the phenotype which affect the competitive efficiency of the individual. Rather, their especial significance lies in the limitation they can impose on the exchange of genetic information both between chromosomes within individuals and between individuals (MATHER 1953). Species hybrids are often structural and/or numerical heterozygotes.

That single individuals may play an important role in evolution may seem improbable but probability in prospect cannot be equated with probability in retrospect.

Summary

1. Bridges without fragments were observed at first anaphase of meiosis in the majority of individuals in a sample of 40 males from a wild population of *Chorthippus brunneus*.

2. These bridges occur only in the longer chromosomes and their frequency between individuals varies from 5 to 42%.

3. The exact nature of the bridges could not be determined. Various possibilities are considered and they appear to be due to errors involving sister chromatids or sub-chromatids.

4. One of the individuals in the sample was distinctively abnormal showing: a) stickiness, b) failure of pairing, c) delayed orientation of bivalents with proximal chiasmata, d) polyploid cells, e) L_2 -loop chromosomes at meiosis, f) acentric ring fragments, and g) breakage with or without interchange in the vicinity of the L_2 -loop.

5. Errors a—c are attributed to unbalance and the loop chromosome e to a duplication/deficiency difference between homologues which occurred during development. The duplication may be inverted.

6. Breakage in the vicinity of the loop may be due intra-chromosome crossing over in an inverted duplication while the other errors can be explained in terms of breakage and/or errors during replication in the loop.

Acknowledgements. — We are grateful to Professors K. MATHER and C. D. DARLINGTON for critical reading of the manuscript.

References

- BĚLAŘ, K.: Beiträge zur Kausalanalyse der Mitose II. Untersuchungen an den Spermatocyten von *Chorthippus (Stauroderus) lineatus* PANZ. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **118**, 359—484 (1929).
- BROCK, R. D.: Chromosome balance and endosperm failure in hyacinths. Heredity **9**, 199—222 (1955).
- CATCHESIDE, D. G., D. E. LEA and J. THODAY: Types of chromosome structural change induced by the irradiation of *Tradescantia* microspores. J. Genet. **47**, 113—136 (1946).
- CROUSE, H. V.: X-ray breakage of lily chromosomes at first meiotic metaphase. Science **119**, 485—487 (1954).
- DARLINGTON, C. D.: Crossing over and its mechanical relationships in *Chorthippus* and *Stauroderus*. J. Genet. **33**, 465—500 (1936). — The chromosome as a physico-chemical entity. Nature (Lond.) **176**, 1139—1144 (1955). — Chromosome botany. London: Allen & Unwin 1956a. — Messages and movements in the cell. Wageningen Univ. Symposium on chromosomes. 1956b. — Evolution of genetic systems, 2nd edit. Edinburgh: Oliver & Boyd 1958.
- , and M. KEFALLINOU: Correlated chromosome aberrations at meiosis in *Gasteria*. Chromosoma (Berl.) **8**, 364—370 (1957).
- , and P. C. KOLLER: The chemical breakage of chromosomes. Heredity **1**, 187 to 221 (1947).
- , and J. McCLEISH: Action of maleic hydrazide on the cell. Nature (Lond.) **167**, 407—408 (1951).
- , and M. B. UPCOTT: Spontaneous chromosome change in *Tulipa*. J. Genet. **41**, 297—338 (1941).

- DAVIDSON, D.: The irradiation of dividing cells I. The effect of X-rays on prophase chromosomes. *Chromosoma (Berl.)* **9**, 39—60 (1957).
- FRANKEL, O. H.: A self propagating structural change in *Triticum*. I. Duplication and crossing over. *Heredity* **3**, 163—194 (1949a). — II. The reproductive cycle. *Heredity* **3**, 293—317 (1949b).
- FRESE, E.: The arrangement of DNA in the chromosome. C.S.H. Symp. Quant. Biol. **23**, 13—18 (1958).
- KLINGSTEDT, H.: Taxonomic and cytological studies on grasshopper hybrids. I. Morphology and spermatogenesis of *Chorthippus bicolor* CHARP. \times *Ch. biguttulus* L. *J. Genet.* **87**, 389—420 (1939).
- LA COUR, L. F., and S. R. PELC: Effect of colchicine on the utilisation of labelled thymidine during chromosomal reproduction. *Nature (Lond.)* **182**, 506—508 (1958).
- , and A. RUTISHAUSER: X-ray breakage experiments with endosperm. I. Sub-chromatid breakage. *Chromosoma (Berl.)* **6**, 696—709 (1954).
- LERNER, I. M.: Genetic homeostasis. Edinburgh: Oliver & Boyd 1954.
- LEWIS, K. R., and B. JOHN: Breakdown and restoration of chromosome stability following inbreeding in a locust. *Chromosoma (Berl.)* **10**, 589—618 (1959a). — A proposed explanation of transmutation by inverted miscopying. *Phyton* **13**, 37—43 (1959b).
- MATHER, K.: The genetic structure of populations. S.E.B. Symposia **7**, 66—95 (1953).
- MITRA, S.: Effects of X-rays on chromosomes of *Lilium longiflorum* during meiosis. *Genetics* **43**, 771—789 (1958).
- MÜNTZING, A.: Cytological studies of extra fragment chromosomes in rye. III. The mechanism of non-disjunction at the pollen mitosis. *Hereditas (Lund)* **32**, 97—119 (1946).
- ÖSTERGREN, G., and T. WAKONIG: True or apparent sub-chromatid breakage and the induction of labile states in cytological chromosome loci. *Bot. Notiser* **4**, 357—375 (1954).
- REES, H.: Asynapsis and spontaneous chromosome breakage in *Scilla*. *Heredity* **6**, 89—97 (1952). — Centromere control of chromosome splitting and breakage. *Heredity Suppl.* **6**, 235—245 (1953). — Genotypic control of chromosome behaviour in rye. I. The inbred lines. *Heredity* **9**, 93—116 (1955).
- , and J. B. THOMPSON: Localisation of chromosome breakage at meiosis. *Heredity* **9**, 399—407 (1955).
- REVELL, S. H.: Controlled X-segregation at meiosis in *Tegenaria*. *Heredity* **1**, 337—347 (1947). — A new hypothesis for 'chromatid' changes. Proc. Radiobiology Symposium, Liège, p. 243—253. London: Butterworth 1954. — A new hypothesis for the interpretation of chromatid aberrations and its relevance to theories for the mode of action of chemical agents. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **68**, 802—807 (1958).
- RIS, H.: Chromosome structure. Symposium on the chemical basis of heredity, p. 23—62. Baltimore: John Hopkins Press 1957.
- SHAW, G. W.: Adhesion loci in the differentiated heterochromatin of *Trillium* sp. *Chromosoma (Berl.)* **9**, 292—304 (1958).
- TAYLOR, J. H.: Sister chromatid exchange in tritium-labelled chromosomes. *Genetics* **43**, 505—529 (1958).

- WALTERS, M. S.: A study of pseudobivalents in meiosis of two interspecific hybrids of *Bromus*. Amer. J. Bot. **41**, 160—171 (1954). — Studies of spontaneous chromosome breakage in interspecific hybrids of *Bromus*. Univ. Calif. Publ. Bot. **28**, 335—447 (1957).
- WHITE, M. J. D.: Evolution of cyto-genetic mechanisms in animals. Genetics in the twentieth century, p. 33—367. New York: Macmillan 1951. — Animal cytology and evolution. Cambridge: Univ. Press 1954. — Restrictions on recombination in grasshopper populations and species. C.S.H. Symp. Quant. Biol. **23**, 307—317 (1958).
- WILSON, G. B., A. H. SPARROW and V. POND: Sub-chromatid re-arrangements in *Trillium erectum*. I. Origin and nature of configurations induced by ionising radiation. Amer. J. Bot. **46**, 309—316 (1959).

Dr. B. JOHN,
Genetics Department,
The University,
Edgbaston,
Birmingham 15,
England

Dr. K. R. LEWIS,
Botany Department,
The University,
South Parks Road,
Oxford,
England

S. A. HENDERSON,
Zoology Department,
University College,
Cardiff,
Wales, England

Aus dem Botanischen Institut der Universität Wien

GRÖSSENUNTERSCHIEDE DER CHROMOSOMEN
VON KLEINIA SPINULOSA

Von

G. CZEIKA

Mit 1 Textabbildung

(Eingegangen am 5. Oktober 1959)

Es ist bekannt, daß das Volumen der Chromosomen innerhalb eines Individuums nicht konstant ist. So sind häufig die Chromosomen der Dauergewebe größer als die der Meristeme, und auch in verschiedenen Dauergeweben sind Differenzen in der Chromosomengröße festgestellt worden. Manchmal tritt auch im Zusammenhang mit endomitotischer Polyploidisierung eine Volumenzunahme auf (GRAFL; GEITLER 1939/40, 1953; JÄHNL; LAUBER; HOLZER; TSCHERMAK-WOESS und DOLEŽAL 1953, 1957; FENZL; TSCHERMAK-WOESS und HASITSCHKA; CZEIKA). Umgekehrt kommt auch Verkleinerung der Chromosomen vor, so bei der Furchungsteilung tierischer Eier, der vegetativen Vermehrung der Diatomeen und in bestimmten Fällen auch im Verlaufe der endomitotischen Polyploidisierung (GEITLER 1948; HOLZER; TSCHERMAK-WOESS und DOLEŽAL 1953; TSCHERMAK-WOESS und HASITSCHKA). Nur selten ließen sich diese Tatsachen zahlenmäßig erfassen (GEITLER 1939/40; TSCHERMAK-WOESS und DOLEŽAL 1957). Eine Zunahme des Volumens könnte auf einer Vermehrung der Mikrofibrillen („primäre Polytanie“ im Sinne von TSCHERMAK-WOESS; vgl. HUGHES-SCHRADER und SCHRADER; ALFERT und BALAMUTH) oder, worauf GEITLER (1953) sowie TSCHERMAK-WOESS und DOLEŽAL (1957) hinweisen, auf verschiedener Spiralisierung, einem wechselnden Hydratationsgrad oder einer Vermehrung von „Ballast“-Material beruhen. Im folgenden wird ein neues augenfälliges Beispiel verschiedener intraindividueller Chromosomen-Volumina kurz mitgeteilt.

Zur Untersuchung gelangten oberirdische Organe von *Kleinia spinulosa*¹. Die sukkulenten Blätter dieser Art sind im Querschnitt rund. Ein Wassergewebe, dessen dünnwandige Zellen nur sehr wenige Chloroplasten enthalten, erfüllt den zentralen Teil des Blattes und wird von einem kleinzelligen Assimilationsgewebe ringförmig umgeben. Die Zellkerne des Wassergewebes sind relativ groß und locker gebaut, jene des Assimilationsgewebes hingegen klein und dicht. Es findet so wie bei

¹ Die Pflanzen stammten aus dem Botanischen Garten der Universität Wien. Die Präparation erfolgte nach der Karmin-Essigsäure-Methode nach Fixierung in Alkohol-Eisessig 3:1 (Handschritte und Quetschpräparate).

anderen *Kleinia*-Arten auch hier keine Endopolyploidisierung statt (vgl. CZEIKA). Induziert man durch Verwundung in diesen Geweben Zellteilungen, so kann man aber feststellen, daß die Chromosomen der beiden Kerntypen verschiedene Größe haben. Eine Gegenüberstellung

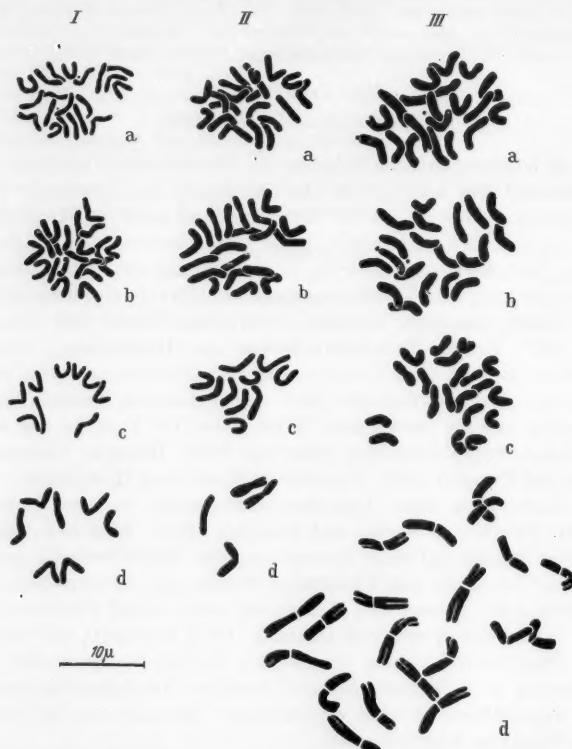


Abb. 1a—d. Metaphase-Chromosomen aus drei Geweben: I aus dem Sproßmeristem, II aus dem Assimilationsgewebe des Blattes, III aus dem Wassergewebe des Blattes; a und b durchschnittliche Größe der Chromosomen, c minimale Größe, d maximale Größe

von Metaphase-Platten ergibt, daß die Chromosomen aus Kernen des Wassergewebes stets ein bedeutend größeres Volumen besitzen als jene des Assimilationsgewebes (vgl. Abb. 1, III und II). Im Sproßmeristem sind die Chromosomen noch kleiner als in den beiden Dauergeweben (Abb. 1, I). Die Volumenzunahme der Chromosomen beruht vor allem auf einer Vergrößerung ihres Durchmessers, während in der Länge die Differenzen wesentlich geringer sind. Im gleichartigen Gewebe gibt es

wohl Differenzen in der Größe der Chromosomen; trotzdem sind die Unterschiede zu den anderen Geweben *deutlich* erkennbar (vgl. Abb. 1, I, II u. III).

Exakte Messungen sind infolge der Ähnlichkeit der Chromosomen nicht durchführbar, da man nicht einzelne zum Vergleich herausgreifen kann (SAT-Chromosomen sind nicht immer erkennbar). Ebenso ist die optische Verkürzung oft hinderlich und schließlich ist der Meßfehler im Vergleich zum Durchmesser der Chromosomen relativ hoch. Um einen gewissen Anhaltspunkt zu gewinnen, wurden trotzdem Messungen angestellt, die jedoch aus den angeführten Gründen nur Näherungswerte ergeben können.

Die Ermittlung des durchschnittlichen Chromosomenvolumens der drei Gewebetypen auf Grund von Zeichnungen ergab: Von je 10 Metaphaseplatten des Meristems, des Assimilations- und des Wassergewebes ließ sich eine durchschnittliche Gesamtlänge aller Chromosomen einer Platte von $81,5 \mu$, $88,0 \mu$ und $89,9 \mu$ feststellen, die Durchmesser stehen im Verhältnis von $0,6:0,8:1,1 \mu$. Berechnet man das Volumen nach der Formel für den Zylinder, so ergeben sich Werte von $20,8 \mu^3$ im Meristem, $39,9 \mu^3$ im Assimilationsgewebe und $90,2 \mu^3$ im Wassergewebe.

Beim Übergang vom Meristem ins Wassergewebe kommt es also zu einer Zunahme des Chromosomenvolumens auf ungefähr das Vierfache. Ähnliche Unterschiede fand GEITLER (1939/40) zwischen den Chromosomen des meristematischen Nucellus und des di- und tetraploiden Wassergewebes des Blattes bei *Rhoeo discolor*. Bei *Rhoeo* kombinieren sich also in manchen Geweben die Unterschiede im Chromosomenvolumen mit Unterschieden im Grad der Endopolyploidie. Das Blatt von *Kleinia spinulosa* bleibt dagegen, wie oben erwähnt, einheitlich diploid.

Zusammenfassung

Während des Wachstums des sukkulenten Blattes von *Kleinia spinulosa* nimmt das Chromosomenvolumen auffallend zu. Wie sich an wundreizinduzierten Mitosen in ausdifferenzierten Blättern feststellen lässt, beträgt es im Assimilationsgewebe ungefähr das 2fache und im Wassergewebe ungefähr das 4fache des Chromosomenvolumens im Meristem. Worauf die Volumenunterschiede beruhen, ist noch nicht bekannt.

Literatur

- ALFERT, M., and W. BALAMUTH: Differential micronuclear polyteny in a population of the ciliate *Tetrahymena pyriformis*. Chromosoma (Berl.) 8, 371—379 (1957).
- CZEKA, G.: Strukturveränderungen endopolyploider Ruhekerne im Zusammenhang mit wechselnder Bündelung der Tochterchromosomen und karyologisch-anatomische Untersuchungen an Sukkulanten. Öst. bot. Z. 103, 536—566 (1956).
- FENZL, E., u. E. TSCHERMAK-WOESS: Untersuchungen zur karyologischen Anatomie der Achse der Angiospermen. Öst. bot. Z. 101, 140—164 (1954).

- GEITLER, L.: Kernwachstum bei zwei Blütenpflanzen. *Chromosoma (Berl.)* **1**, 474—485 (1940). — Ergebnisse und Probleme der Endomitoseforschung. *Öst. bot. Z.* **95**, 277—299 (1948). — Endomitose und endomitotische Polyploidisierung. *Protoplasmatologia VI C* (1953).
- GRAFL, I.: Kernwachstum durch Chromosomenvermehrung als regelmäßiger Vorgang bei der pflanzlichen Gewebedifferenzierung. *Chromosoma (Berl.)* **1**, 265 bis 275 (1939).
- HOLZER, K.: Untersuchungen zur karyologischen Anatomie der Wurzel. *Öst. bot. Z.* **99**, 118—155 (1952).
- HUGHES-SCHRADER, S., and F. SCHRADER: Polyteny as a factor in the chromosomal evolution of the *Pentatomini (Hemiptera)*. *Chromosoma (Berl.)* **8**, 135—151 (1956).
- JÄHNL, G.: Endomitotische Polyploidie in sukkulenten Laubblättern. *Chromosoma (Berl.)* **3**, 48—51 (1947).
- LAUBER, H.: Untersuchungen über das Wachstum der Früchte einiger Angiospermen unter endomitotischer Polyploidisierung. *Öst. bot. Z.* **94**, 30—60 (1947).
- TSCHERMAK-WOESS, E., u. R. DOLEŽAL: Durch Seitenwurzelbildung induzierte und spontane Mitosen in den Dauergeweben der Wurzel. *Öst. bot. Z.* **100**, 358—402 (1953). — Über das Chromosomen- und Kernwachstum in der Wurzel von *Haemanthus*. *Chromosoma (Berl.)* **9**, 81—90 (1957).
- , u. G. HASITSCHKA: Über die endomitotische Polyploidisierung im Zuge der Differenzierung von Trichomen und Trichozyten bei Angiospermen. *Öst. bot. Z.* **101**, 79—117 (1954).

Dr. G. CZEIKA,
Botanisches Institut der Universität,
Wien III, Rennweg 14

Aus dem Botanischen Institut der Universität Wien

ÜBER DEN EINBAU VON H^3 -THYMIN IN DIE DNS UND DIE ENDOMITOSETÄTIGKEIT IN DER WURZEL VON *VICIA FABA*

Von

ELISABETH TSCHERMAK-WOESS

(Eingegangen am 23. Januar 1960)

Die Aufnahme von markiertem Thymidin in die Zellkerne von *Vicia faba* erfolgt nicht nur im eigentlichen Meristem der Wurzel, sondern auch in der Verlängerungszone, welche unmittelbar an das Meristem anschließt. Dies stellten PELC und LA COUR mit Hilfe autoradiographischer Methoden fest. Des weiteren zitieren sie unveröffentlichte, anderen Erfahrungen zum Großteil widersprechende Resultate von SNOAD, wonach sich mittels der Feulgen-Photometrie 4 C-Werte der DNS in 2 mm Entfernung von der Wurzelspitze und eine Reduktion der Feulgenv-Werte in einer Region von 5—20 mm Distanz von der Spitze finden sollen¹. Auf Grund der Befunde von SNOAD wird mit Sicherheit angenommen, daß in der Wurzelrinde in 2 mm Entfernung von der Spitze keine DNS-Zunahme mehr erfolgt. Wenn trotzdem in diesen älteren Teilen ein H^3 -Thymidin-Einbau in die DNS zustande kommt, so müsse man ihn als Anzeichen eines Austausches von DNS-Komponenten betrachten; — soweit die Befunde, Annahmen und Folgerungen von PELC und LA COUR. Berücksichtigt man jedoch die Kenntnisse über das Vorkommen von Endopolyploidie (zusammenfassend zuletzt: TSCHERMAK-WOESS, 1956) und die Resultate der Feulgen-Mikrophotometrie von DEELEY, DAVIES und CHAYEN — die PELC und LA COUR zwar zitieren, aber anscheinend nicht richtig bewerten —, so drängt sich eine andere, zwangsläufige Deutung auf.

DEELEY, DAVIES und CHAYEN finden nämlich in der sich differenzierenden Wurzelrinde von *Vicia faba* 4—8 mm von der Spitze entfernt vorwiegend Kerne mit DNS-Werten von 4 C, einige mit 2 C und 8 C und daneben solche mit Zwischenwerten; für die ausdifferenzierte Wurzelrinde geben sie nur 4 C- und 8 C-Werte an, und zwar verhält sich die Anzahl der betreffenden Kerne ungefähr wie 2:1 (vgl. die untenstehende Fußnote). Zusammen mit diesen Befunden sprechen alle Angaben von

¹ Den Wert C besitzen posttelophasische haploide Kerne, 2 C haben präprophasische haploide und posttelophasische diploide Kerne; 4 C ist für präprophasische diploide Kerne und für präendomitotische, in Endomitose befindliche und post-endomitotische Kerne des ersten Endomitosezyklus charakteristisch; zu letzterem vgl. TSCHERMAK-WOESS (1959).

PELC und LA COUR dafür, daß die an das Meristem angrenzende, bei 1,9 mm hinter der Spitze beginnende Zone, in der sie eine auffallende H³-Thymidin-Einlagerung in die Kerne feststellen, mit der Zone übereinstimmt, in der intensive Endomitotätigkeit herrscht. Hier entstehen zunächst tetraploide Kerne; und wenn sich in einer Entfernung von ungefähr 4,5—6,5 mm von der Spitze in den autoradiographischen Präparaten oberhalb vieler Kerne (etwa 25%) eine besonders hohe Körnchendichte findet, so handelt es sich aller Wahrscheinlichkeit nach um oktoploide Kerne, in die im Zuge eines zweiten Endomitosezyklus besonders viel H³-Thymidin eingelagert worden ist. Für diese Deutung spricht vor allem der Befund über zweistündige H³-Thymidinbehandlung. Bei dieser fanden sich nämlich über Kernen in 4—7 mm Entfernung von der Spitze im Durchschnitt doppelt so viele Körnchen wie über den am intensivsten markierten Kernen im Meristem. Bei den letzteren handelt es sich offensichtlich um 4 C-Kerne, die im Zug der präprophasischen DNS-Verdoppelung vom 2 C- in den 4 C-Zustand übergegangen waren, während die ersten im Zusammenhang mit einer zweiten Endomitose den Übergang von 4 C zu 8 C hinter sich hatten.

Tatsächlich kann man sich mit Hilfe stichprobenartiger Untersuchungen sehr leicht davon überzeugen, daß in der kritischen, knapp an das Meristem angrenzenden Zone bei gutem Wachstum reichlich Endomitosen ablaufen¹. Diese sind gut kenntlich an der Zerstäubung der Chromozentren. Die ersten Endomitosen kann man allerdings nicht mit Sicherheit von den letzten prophasischen Zerstäubungen unterscheiden, doch besteht in etwas älteren Abschnitten, wo keine Mitosen mehr vor sich gehen, nicht der geringste Zweifel, daß es sich um den endomitotischen Formwechsel handelt. Übrigens laufen auch in der Wurzelhaube Endomitosen ab, und zwar unter anderem in den bereits von der Spitze durchwachsenen Teilen, die der Wurzel seitlich anliegen, allerdings nur in jüngeren derartigen Teilen. Daraus ist es leicht verständlich, wenn nach PELC und LA COUR auch in der Wurzelhaube intensiv markierte Kerne auftreten. Daß diese unmittelbar neben meristematischen Kernen liegen, ist nicht weiter erstaunlich, da die Region der Endomitotätigkeit in der Wurzel so wie in den meisten anderen Geweben unmittelbar an die Region der Mitotätigkeit anschließt und sich mit ihr besonders bei Keimwurzeln auch gelegentlich übergreift, was sich bekanntlich bei manchen Pflanzen im spontanen Auftreten polyploider Mitosen in älteren Teilen des Meristems äußert. Wenn im vorliegenden Fall die ersten sicher als solche faßbaren Endo-

¹ Untersuchung an Handschnitten (Fixierung Alkohol-Eisessig, Färbung Karminessigsäure), die nur so weit gequetscht sind, daß der Zusammenhang der Zellen in Längsreihen gewahrt bleibt.

mitosen bei 2,1 mm von der Spitze auftreten (Haube wie bei DEELEY, DAVIES und CHAYEN und vermutlich auch PELC und LA COUR nicht mit eingerechnet), während sie im Material von PELC und LA COUR offenbar näher der Spitze abliefen, so hat dies nicht viel zu sagen, da ja das Meristem in Abhängigkeit von äußeren und inneren Faktoren verschieden lang sein kann¹. Jedenfalls spielen sich die ersten sicher erkennbaren Endomitosen in Zellen ab, die eben beginnen sich zu verlängern und völlig denen gleichen, die die beiden Autoren in ihrer Abb. 2b darstellen.

Daß Endopolyploidie in der Wurzelrinde von *Vicia faba* vorkommt, geht übrigens aus Experimenten und Beobachtungen von MELETTI hervor, der mittels 2,4 D bei Keimpflanzen Mitosestimulierung erreichte; nähere Angaben über den höchsten Polyploidgrad und das Verteilungsmuster der endopolyploiden Zellen macht dieser Autor jedoch nicht. HOLZER sowie TSCHERMAK-WOESS und DOLEŽAL erhielten bei Heterauxinbehandlung und über Seitenwurzelanlagen nur Teilungen in den inneren kleinzelligen, diploid bleibenden Rindenschichten, während die äußeren nicht ansprachen; doch nahmen sie auf Grund der Größenverhältnisse der Kerne und Zellen und nach der Kernstruktur an, daß sie endopolyploid werden. In Analogie zu den Verhältnissen bei *Lens esculenta* (HOLZER) und auf Grund des Vergleiches mit den Kernen in der Achse (FENZL und TSCHERMAK-WOESS) ist als höchste Stufe Oktoploidie so gut wie sicher zu erwarten. Dies stimmt mit den erwähnten Messungsergebnissen von DEELEY, DAVIES und CHAYEN überein. Wie sich die tetraploiden und oktoploiden Zellen über die peripheren Rindenschichten verteilen, müßte allerdings erst durch DNS-Messungen *in situ* oder durch karyometrische Untersuchungen geklärt werden².

Die von PELC und LA COUR angeschnittene Frage, ob nach Beendigung der DNS-Reproduktion ein Austausch von DNS-Komponenten erfolgen kann, läßt sich jedenfalls nicht auf dem von den Autoren beschrittenen Wege klären. An Stelle endomitotisch wachsender Gewebe müßten ausdifferenzierte Gewebe herangezogen werden, wobei zu berücksichtigen ist, daß auch in diesen gelegentlich oder auch regelmäßiger spontane oder im Fall der Wurzeln durch Seitenwurzelbildung induzierte Mitosen stattfinden können (vgl. z. B. TSCHERMAK-WOESS und DOLEŽAL; WINKLER).

¹ Ebenso verhält es sich wahrscheinlich mit der Zone, in der Endomitosen ablaufen; vielleicht kommt es in dünneren Wurzeln auch zu einer relativ geringeren Endomitotätigkeit als in dickeren, so daß ihre Zellen also niedriger polyploid bleiben bzw. etwas weniger Zellen endopolyploid werden.

² Offen ist auch noch die Frage, wo bei den mikrophotometrischen Untersuchungen von DEELEY, DAVIES und CHAYEN die diploiden Zellen der inneren Rindenschichten geblieben sind. Vielleicht wurden sie bei der Präparation zusammen mit dem Zentralzylinder entfernt.

Zusammenfassung

Die von PELC und LA COUR bei Wurzeln von *Vicia faba* festgestellte H³-Thymidin-Aufnahme in die Zellkerne der Streckungszone und der Wurzelhaube beruht offensichtlich darauf, daß in diesen Regionen im Zuge von 2 Endomitosezyklen eine DNS-Reproduktion erfolgt. Diese Deutung legen eigene Untersuchungen über die Lage von Kernen im endomitotischen Strukturwechsel nahe; doch ergibt sie sich bereits auf Grund der mikrophotometrischen Befunde von DEELEY, DAVIES und CHAYEN und auf Grund der allgemeinen Kenntnisse über die Verbreitung und das Zustandekommen der endomitotischen Polyploidie. Auch speziell für die Wurzelrinde von *Vicia faba* lagen schon Angaben über das Auftreten von Endopolyploidie vor und damit Anhaltspunkte für eine länger währende, über das eigentliche Meristem hinausgreifende DNS-Reproduktion.

Die Ergebnisse von PELC und LA COUR stellen somit keinen schlüssigen Beweis für einen Metabolismus von DNS-Komponenten unabhängig von der DNS-Reproduktion dar.

Literatur

- DEELEY, E. M., H. G. DAVIES and J. CHAYEN: The DNA content of cells in the root of *Vicia faba*. *Exp. Cell Res.* **12**, 582—591 (1957). — FENZL, E., u. E. TSCHERMAK-WOESS: Untersuchungen zur karyologischen Anatomie der Achse der Angiospermen. *Öst. bot. Z.* **101**, 140—164 (1954). — HOLZER, K.: Untersuchungen zur karyologischen Anatomie der Wurzel. *Öst. bot. Z.* **99**, 118—155 (1952). — MELETTI, P.: Reazioni cito-istologiche ed effetti rizogeni in piante di alcune leguminose trattate con 2,4-D. *Nuovo G. bot. ital.*, N.s. **57**, 499—514 (1950). — PELC, S. R., and L. F. La COUR: The Incorporation of H³-Thymidine in newly differentiated nuclei of roots of *Vicia faba*. *Experientia (Basel)* **15**, 131—137 (1959). — TSCHERMAK-WOESS, E.: Karyologische Pflanzenanatomie. *Protoplasma* **46**, 798—834 (1956). — Die DNS-Reproduktion in ihrer Beziehung zum endomitotischen Strukturwechsel. *Chromosoma (Berl.)* **10**, 497—503 (1959). — TSCHERMAK-WOESS, E., u. R. DOLEŽAL: Durch Seitenwurzelbildung induzierte und spontane Mitosen in den Dauergeweben der Wurzel. *Öst. bot. Z.* **100**, 358—402 (1953). — WINKLER, H.: Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. *Z. Bot.* **8**, 417—531 (1916).

Professor Dr. ELISABETH TSCHERMAK-WOESS,
Botanisches Institut der Universität,
Wien III, Rennweg 14

Aus dem Zoologischen Institut der Eidgen. Techn. Hochschule Zürich

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE ENTSTEHUNG DER
PARTHENOGENESE BEI SOLENOBIA TRIQUETRELLA F. R.
(LEPIDOPTERA, PSYCHIDAE)

II. Mitteilung

ANALYSE DER DIPLOID PARTHENOGENETISCHEN S. TRIQUETRELLA.
VERHALTEN, AUFZUCHTRESULTATE UND ZYTOLOGIE*

Von

J. SEILER**

unter Mitarbeit von KÄTE SCHÄFFER

Mit 31 Textabbildungen und 1 Tafel

(Eingegangen am 4. Dezember 1959)

Inhaltsverzeichnis

	Seite
I. Einleitung	30
II. Befunde	32
1. Verhalten der diploid parthenogenetischen Weibchen; Bemerkungen über die Verbreitung dieser Rasse; Schlüpf- und Aufzuchtrésultate	32
a) Verhalten und Verbreitung	32
α) Rein diploid parthenogenetische Lokalformen	35
β) Gemischte Fundplätze mit der bisexualen und der diploid parthenogenetischen Form	36
b) Schlüpfresultate	37
c) Aufzuchtrésultate	39
2. Die Zytologie der diploid parthenogenetischen <i>Solenobia triquetrella</i>	41
a) Überblick über den Ablauf der Reifeteilungen	41
b) Die Chromosomenzyklen	43
α) Der XO-Typus	44
β) Der XY-Typus	48
c) Interpretation der Befunde	53
d) Die ersten Entwicklungsvorgänge im <i>Triquetrella</i> -Ei	55
α) Die erste Entwicklung im Ei der diploid parthenogenetischen Form	55
β) Die erste Entwicklung im besamten Ei der diploid parthenogenetischen Form. Erklärung für das Auftreten von sexuellen Mosaiktieren und von Ausnahmemaennchen bei reiner Parthenogenese	66

* In ihrer vorläufigen Form wurde diese Arbeit 1953 dem Freund und Kollegen BALTZER zum 70. Geburtstag gewidmet. Das Geschenk war von zweifelhafter Güte, denn es bestand im wesentlichen aus Hypothesen. In ihrer ausgereiften Form sei deshalb die Arbeit abermals BALTZER gewidmet, als nachträgliche Gabe zu seinem 75. Geburtstag.

** Die Durchführung dieser Arbeit wurde durch ein Stipendium aus dem Schweizerischen Nationalfonds ermöglicht. Dem Kuratorium der Stiftung sei wärmstens gedankt.

	Seite
γ) Die erste Entwicklung im Ei der bisexuellen <i>Triquetrella</i> . Warum reüssiert im parthenogenetischen Ei der R. K. K., nicht aber im amphimiktischen Ei?	73
δ) Die Entwicklung im unbesamten Ei bisexueller Weibchen. Bemerkungen über die Entstehung der Parthenogenese	78
e) Was geschieht in den parthenogenetischen Eiern, welche in der Entwicklung stecken bleiben? Bemerkungen zum Übergang von der diploiden zur tetraploiden Parthenogenese	82
f) Überzählige Y-Chromosomen und Art der Elimination derselben	90
III. Besprechung der Befunde	94
Zusammenfassung	98
Literatur	100
Erklärung der Abbildungen auf Tafel I	102

I. Einleitung

In einer ersten Studie dieser Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei *Solenobia triquetrella* F. R. (SEILER 1959) wurde die bisexuelle Form analysiert. Einige Ergebnisse sollen in Erinnerung gerufen werden:

1. Die bisexuelle *Triquetrella* zeigt merkwürdigerweise keine stärkere Tendenz zur Parthenogenese, als rein bisexuelle Schmetterlinge sie zeigen. Das gilt auch für Lokaformen von Fundplätzen, an welchen neben der bisexuellen die diploid parthenogenetische Form vorhanden ist [z.B. Lägern (Zürich), Ziegelbrücke (Glarus), Oberdiessbach (Bern), Gurten (Bern) usw.].
2. Ebenfalls unerwartet war die Tatsache, daß das Sexualverhältnis der bisexuellen *Triquetrella* normal ist und wohl allgemein ca. 1:1 beträgt.
3. Auch die zytologische Analyse brachte insofern eine Überraschung, als es sich herausstellte, daß *Triquetrella* den XO- oder den XY-Typus der Geschlechtschromosomen haben kann, wobei beide Typen an ein und demselben Fundort vorkommen können.
4. Es ließ sich zeigen, daß die bisexuelle *Triquetrella* im Begriffe ist, das offenbar leere Y über Bord zu werfen.

Die vorliegende Studie bringt nun eine Analyse der diploid parthenogenetischen *Triquetrella*.

In einer vorläufigen Mitteilung (SEILER 1953, hier frühere Lit. zum gleichen Thema) wurde summarisch über die Zytologie dieser Form berichtet und versucht, das damals bekannte und noch bescheidene Beobachtungsmaterial zu interpretieren. Befund und Interpretation können kurz so zusammengefaßt werden:

1. Die Eireifung der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* scheint in allen Punkten derjenigen der bisexuellen *Triquetrella* zu entsprechen. Ferner scheint darin Übereinstimmung zu bestehen, daß auch die diploid parthenogenetische Form den XO- oder XY-Typus haben kann.
2. Sollte der Geschlechtschromosomen-Mechanismus normal ablaufen, so müßten auch bei parthenogenetischer Entwicklung beide Geschlechter auftreten. In Wirklichkeit aber ist die diploid parthenogenetische Form thelytok.
3. Im Laufe der ersten Entwicklung wird die Haploidie durch automiktische Vorgänge zur Diploidie aufreguliert. Wie das geschieht, ist noch aufzuklären.

Geschieht es durch Verschmelzung von Deszendenten des Eikernes, so wären beispielsweise beim XO-Typus Tiere ohne Geschlechtschromosomen und XX-Tiere, also Männchen, zu erwarten. Die fehlen aber.

4. Die Beobachtungstatsachen können dagegen interpretiert werden unter der Annahme, daß der Embryo nicht aus dem Eikern, sondern aus Richtungskörpern hervorgeht.

Die vorliegende Arbeit prüft nun an Hand eines ausgedehnten Beobachtungsmaterials die aufgestellte Arbeitshypothese. Es wird sich zeigen, daß die Entwicklung bei der parthenogenetischen *S. triquetrella* tatsächlich absonderliche Wege eingeschlagen hat.

Weiter wird im folgenden das Tatsachenmaterial bereitgestellt, das bei der Diskussion der Fragen nach der Art des Überganges von der bisexuellen zur diploid parthenogenetischen Vermehrung und von dieser zur tetraploiden Parthenogenese zu berücksichtigen ist.

Dem gründlichen Leser wird es nicht entgehen, daß unsere heutige Darstellung in einigen Punkten, die sich vor allem auf die Chromosomenzahlen der 3 *Triquetrella*-Rassen erstrecken, abweicht von früheren Angaben in einigen vorläufigen und zum Teil voreiligen Mitteilungen (SEILER und SCHÄFFER 1938, 1941; SEILER 1941, 1942; SEILER und GESSNER 1950).

Die begangenen Fehler sollen keineswegs beschönigt werden; sie mögen aber dartun, wie schwer es bei unserem Objekt war, über die Zahlenverhältnisse der Chromosomen und über die Art der Aufregulierung bei den automiktischen Vorgängen zur Sicherheit zu kommen.

Hierin wird die vorliegende Arbeit die endgültige Lösung bringen. In anderen Fragen, welche sich auf die Art des Überganges von der Bisexualität zur diploiden und von dieser zur tetraploiden Parthenogenese erstrecken, konnten, wie wir glauben, zwar wesentliche Fortschritte erzielt werden; aber die Gunst des Objektes ist noch nicht voll ausgenützt, und es bleibt hier noch viel zu tun übrig.

Ich (SEILER) habe vielen Helfern zu danken. In erster Linie gebührt mein Dank der Mitarbeiterin Fr. Dr. SCHÄFFER, die in den Jahren 1938—1941 als Volontärin im Zoologischen Institut der E.T.H. arbeitete und meine Untersuchung wertvoll förderte.

Dann danke ich meinen früheren Laborantinnen, Fr. LENI MÜLLER, jetzt Frau GROB, Fr. IRMGARD KISTLER, jetzt Frau KESSEL, die je lange Jahre die mikrotechnische Arbeit mit unermüdlichem Fleiß und vorzüglich erledigten. Ebenso danke ich dem früheren Laboranten MARTIN RAINER, der fast alle Zeichnungen anfertigte und mich beim Chromosomenzählens unterstützte; auch an ihm hatte ich lange Jahre einen wertvollen Mitarbeiter. Auch dem jetzigen Assistenten, DIETER BUCK, cand. phil. II, sei für seine Hilfe Dank gesagt.

Prof. Dr. A. RUCH (Institut für allgemeine Botanik E.T.H.) hatte wiederum die Güte, sämtliche Mikroaufnahmen zu machen; ihm schulde ich besonderen Dank.

II. Befunde

1. Verhalten der diploid parthenogenetischen Weibchen von *Solenobia triquetrella* F. R., Bemerkungen über die Verbreitung dieser Rasse, Schlüpf- und Aufzuchtrezultate

Man kann weder die Frage der Entstehung der diploid parthenogenetischen Form von *Solenobia triquetrella* diskutieren, noch kann man ihre Zytologie verstehen, ohne orientiert zu sein über Verhalten, Verbreitung, Schlüpf- und Aufzuchtrezultate.

a) Verhalten und Verbreitung

Die Weibchen der bisexuellen Form strecken unmittelbar nach dem Schlüpfen aus der Puppenhülle die Legeröhre vor und warten auf das Anfliegen der Männchen (vgl. SEILER und PUCHTA 1956, Abb. 2a und b, S. 125, und SEILER 1959, S. 103—104). Nach der Begattung legen die Weibchen in einer knappen Stunde sämtliche Eier, ohne ihre Arbeit zu unterbrechen. Alle Eier entwickeln sich und liefern lebenstüchtige Räupchen.

Unbegattete Weibchen der bisexuellen Rasse sind in der Regel nicht imstande, ihre Eier zu legen, obwohl sie wiederholt und ausdauernd Anstrengungen zur Ablage machen. Immerhin glückt es ihnen relativ häufig, wenigstens einige unbesamte Eier zu legen; selten dagegen entsteht ein mehr oder minder vollständiges Gelege (SEILER 1959, Tabelle 2, S. 106). Zytologische Beobachtungen über die Entwicklung im unbesamten Ei bisexueller Weibchen werden wir in dieser Arbeit mitteilen (vgl. S. 78); hier nehmen wir nur die Bemerkung vorweg, daß wohl ein Anlauf zur Entwicklung genommen wird, daß diese aber bald auf Irrwege gerät und steckenbleibt. Nur ganz selten entstehen fertige Räupchen, die aber in der Regel schon vor dem Schlüpfen aus der Eischale, oder doch unmittelbar nachher, eingehen.

Verhalten und Schlüpfrezultate sind bei der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* je nach der Herkunft des Materials verschieden. Deshalb sind einige Angaben über die Verbreitung der 3 *Triquetrella*-Rassen (bisexual, diploid und tetraploid parthenogenetisch) notwendig.

Die geographische Verbreitung. Die bisexualen *Triquetrella* findet man häufig noch auf den Nunatak, den Inselbergen, die während der vorletzten und der letzten Vergletscherung eisfrei blieben (SEILER 1946). Viele Fundplätze kennen wir außerdem in dem Gebiet zwischen Rhone- und Rheingletscher, das in der Würmvergletscherung eisfrei war.

Die diploid parthenogenetische Form ist im schweizerischen Mittelland vorherrschend, doch gibt es hier auch Fundplätze mit der tetraploiden Form. Die Alpen haben nur die tetraploide Rasse.

Von größter Bedeutung für die Fragen nach der Entstehung der Parthenogenese ist nun die Tatsache, daß es Fundplätze mit der bi-

sexuellen und der diploid parthenogenetischen Form gibt. Hier besteht die Hoffnung, über die Art des Überganges von der bisexuellen zur diploid parthenogenetischen Vermehrung direkte Erfahrungen sammeln zu können. Wir kennen im schweizerischen Mittelland und Jura annähernd 200 verschiedene Fundplätze mit der diploid parthenogenetischen Form; 13 davon haben sicher außerdem noch die bisexuelle Rasse; aber zweifellos ist die Zahl der gemischten Fundplätze wesentlich höher, denn es ist, so wie die Dinge bei unserem Objekt liegen, nicht leicht, den Bestand eines Fundplatzes zu analysieren. Zwei der gemischten Fundplätze haben wir in jahrelangen Beobachtungen und in Experimenten gründlich geprüft [Lägern (Zürich) und Ziegelbrücke (Clarus)]; wir werden deshalb im folgenden wiederholt auf diese Lokalformen zu sprechen kommen.

Außerdem gibt es Fundplätze, an welchen nebeneinander die diploid und die tetraploid parthenogenetische Form vorkommt. Da könnten wir die Chance haben, den Übergang von der diploiden zur tetraploiden Parthenogenese direkt zu verfolgen. Wir kennen etwa 16 solcher Fundplätze; in Wirklichkeit werden sehr viel mehr vorhanden sein, denn der Nachweis, daß beide parthenogenetischen Formen nebeneinander vorkommen, ist besonders schwer und zeitraubend.

Endlich gibt es einige Fundplätze, die alle 3 *Triquetrella*-Rassen besitzen, so die Gipfelregion des Chasseron (Waadt). Auch diese Tatsache ist von größter Bedeutung, denn sie zeigt, daß das Phänomen des Überganges von der Bisexualität zur tetraploiden Parthenogenese auf engstem Raum sich abspielen kann.

Was nun das Verhalten der parthenogenetischen Weibchen nach dem Schlüpfen aus der Puppenhülle anlangt, so scheinen die tetraploiden Weibchen die Instinkte der bisexuellen Weibchen ganz verloren zu haben, denn sie beginnen in der Regel sofort nach dem Schlüpfen aus der Puppenhülle, und ohne die Legeröhre vorzustrecken, mit der Eiablage; ferner legen sie die Eier in einem Zuge und alle entwickeln sich. Das gilt nun auch für manche diploid parthenogenetische Lokalformen, wenn auch hier meist einige Eier in der Entwicklung stecken bleiben und vereinzelte Weibchen noch Anklänge an das Verhalten bisexueller Weibchen zeigen.

Die Weibchen der parthenogenetischen Lokalformen, von welchen wir sprechen, scheinen also die Werbeinstinkte bisexueller Weibchen verloren zu haben; dafür besitzen sie zwei „Neuerwerbungen“: Sie vermögen ohne Begattung Eier zu legen, und in der Regel entwickeln sich alle oder doch fast alle.

Man kann aber auch bei solchen Lokalformen Reaktionsketten bisexueller Weibchen auslösen. Kreuzt man parthenogenetische Weibchen mit Männchen der bisexuellen Rasse, so stellt man als erstes fest, daß

sowohl die diploid parthenogenetischen Weibchen wie diejenigen der tetraploiden Form die Männchen in gleicher Weise anziehen, wie die bisexuellen Weibchen das zu tun vermögen; auch wenn die parthenogenetischen Tiere die Legeröhre nicht vorstrecken sind also die Duftdrüsen in Funktion. Das ist nicht verwunderlich, da ja auch sonst der ganze übrige Genitalapparat normal ist, in keinem Punkte Rückbildungen zeigt und im großen und ganzen auch normal funktioniert, wie Kreuzungsexperimente zeigten.

Benutzt man nun zur Kreuzbegattung Männchen, welche schon mehrmals kopuliert haben und keinen Spermavorrat mehr besitzen, so tun die parthenogenetischen Weibchen dasselbe, was die bisexuellen Weibchen in dieser Situation tun, d.h. sie biegen nach der Kopulation sofort das Abdomen ein, senken die Legeröhre in die Tiefe des Sackes und versuchen, Eier zu legen. Das gelingt ihnen aber merkwürdigerweise nicht, sie ziehen vielmehr die Legeröhre aus dem Sack und strecken sie erneut vor, wie die bisexuellen Weibchen das tun, wenn sie von einem Männchen begattet wurden, das kein Sperma mehr hatte. Nach kürzerem oder längerem Werben mit ausgestreckter Legeröhre biegen aber die parthenogenetischen Weibchen das Abdomen wieder ein und legen die Eier in einem Zuge und diese entwickeln sich.

Also sind die Werbeinstinkte bei parthenogenetischen Weibchen noch nicht ganz verschwunden; das gilt für die tetraploide Form, vor allem aber für die diploid parthenogenetische.

Damit haben wir solche Lokalformen charakterisiert, bei welchen die parthenogenetische Vermehrung fast ganz eingefahren ist.

Die Mehrzahl der diploid parthenogenetischen Lokalformen ist aber noch nicht so weit; sie zeigt im Verhalten der Weibchen nach dem Schlüpfen und während der Eiablage mannigfache „Zwischenstufen“ zwischen der bisexuellen Vermehrung und der perfekten Parthenogenese. Auch in bezug auf die Entwicklungsfähigkeit der unbesamten Eier gilt entsprechendes. Die Weibchen mancher Fundplätze zögern regelmäßig mit der Eiablage, bleiben kürzere oder längere Zeit ruhig ausgestreckt, strecken dann sogar die Legeröhre vor, genau so, wie die bisexuellen Weibchen das tun, versuchen hierauf die Ablage, kommen mit der Legeröhre aber oft wieder aus dem Sack heraus und strecken sie erneut vor. Nach wiederholten vergeblichen Versuchen gelingt schließlich die Eiablage. Die erfolgt meist nicht in einem Zuge, sondern mit Unterbrechungen. Auch werden gelegentlich nicht alle Eier abgelegt. Endlich — und das ist der interessanteste Punkt — entwickeln sich häufig nicht alle Eier zu fertigen Räupchen; ein ansehnlicher Teil der Eier kann in der Entwicklung stecken bleiben.

Das alles trifft zwar vor allem für die parthenogenetische Form gemischter Fundplätze zu. Aber auch die Weibchen rein diploid par-

thenogenetischer Fundplätze können sich so verhalten (vgl. Erlach und Birrwil). Zwischen Freilandtieren und Kulturtieren derselben Lokalform besteht kein Unterschied. Einige Protokollauszüge mögen dienlich sein.

Abkürzungen: schl = Schlüpfen; r = ruhig ausgestreckt, Legeröhre also nicht vorgestreckt; e = Einbiegen des Abdomens zur Ablage; A = Eiablage; Af = Ablage fertig; L = Legeröhre vorgestreckt; Fr = Freilandweibchen; K = Kulturtiere.

α) Rein diploid parthenogenetische Lokalformen.

Dotzigen (Bern)

Fr ♀ Nr. 1, schl 12.	4. 53, 6.30'/r/A 6.36'
— — — 2,	— 13. — — —, 6.58'/r/A 7.00'
— — — 3,	— 16. — — —, 7.00'/r/A 7.02'/Af 7.45'
— — — 4,	— — — — —, 7.21'/r/A 7.26'/Af 8.25'
— — — 5,	— — — — —, 7.34'/r/A 7.47'/Af 8.40'
— — — 6,	— — — — —, 9.35'/r/e 9.38'/L 9.50'/A 9.55'

usw.

K ♀ Nr. 1, schl 21.	4. 55, 6.20'/sofort A
— — — 2,	— — — — —, 6.20'/sofort A
— — — 3,	— — — — —, 7.53'/r/A 7.59'
— — — 4,	— — — — —, 7.54'/r/A 8.01'
— — — 5,	— 22. — — —, 6.25'/r/A 6.37'/Af 7.30'
— — — 6,	— 23. — — —, 5.50'/r/A 6.04'/Af 6.45'

usw.

Bei dieser Lokalform ist die Parthenogenese also eingefahren. Den nächsten beiden Lokalformen bereitet die Ablage unbesamter Eier Schwierigkeiten.

Erlach (Bern)

Fr ♀ Nr. 1, schl 25.	3. 54, 6.39'/r/L/e 6.47'/L 6.57'/e 7.11'/L/e/L/A 7.30'
— — — 2,	— — — — —, 6.37'/r/e 6.38'/L 7.05'/e/L/e/A 7.11'
— — — 3,	— 2. 4. — — —, 6.24'/r/e 6.28'/L 6.31'/e 6.50'/L 6.51'/e 7.02'/L 7.10'/A 7.25'
— — — 4,	— — — — —, 6.15'/r/e 6.18'/r 6.18'/e/L 6.26'/dann Kop. × ♂
— — — 5,	— 3. — — —, 6.30'/e 6.30'/L 6.40'/e und A 6.50'
— — — 6,	— — — — —, 6.30'/e 6.30'/L 6.55'/e 7.00'/A 7.05'
K ♀ Nr. 1, schl 16.	4. 55, 6.05'/e 6.50'/L 7.05'/e 7.25'/A 7.25'
— — — 2,	— 19. — — —, 6.10'/A 6.10'
— — — 3,	— 20. — — —, 7.00'/L/e 7.10'/L 7.30'/A 7.40'
— — — 4,	— — — — —, 7.00'/r/e 7.07'/L 7.30'/e und A 7.40'
— — — 5,	— — — — —, 7.00'/r/e 7.07'/L 7.30'/e und A 8.05'
— — — 6,	— 22. — — —, 7.00'/L/e 7.10'/L 7.30'—8.00'/A 8.00'

Rund 50 Weibchen dieser Lokalform wurden zu Kreuzungen benutzt; sie bogen sofort nach der Begattung ein und legten die Eier in einem Zuge.

Birrwil (Aargau)

Fr ♀ Nr. 1, schl 18.	4. 46, 5.56'/L 6.00'/e 6.20'/dann A, 10 Uhr noch nicht fertig
K — — 1, —	6. 4. 47, vor 6.00'/L/e 6.30'/L/e 6.45'/L 6.50'/e 7.00'/L 7.05'/e/L 8.20'/dann Kop.
— — — 2,	— — — — —, 6.25'/L/e 6.30'/A 6.45'
— — — 3,	— — — — —, 6.25'/L/e 6.55'/A 7.07'/ist 10.20' noch nicht fertig
— — — 4,	— — — — —, vor 6.25'/L/e 6.50'/L 7.00'/e/L 8.05'/ist 10.20' noch nicht fertig
— — — 5,	— — — — —, vor 6.25'/L/e 6.45'/L 6.50'/e 7.00'/A 7.07'/L 10.00'/dann A

Zwei Weibchen dieser Lokalform, die begattet wurden, legten sofort nach der Kopulation und in einem Zuge.

β) Gemischte Fundplätze mit der bisexuellen und der diploid parthenogenetischen Form.

Lägern (Zürich-Aargau)

Dieser Fundplatz ist, was das Verhalten der Weibchen anlangt, heterogen. Es gibt, wie die folgenden Notizen dartun, Freilandtiere, welche kurz nach dem Schlüpfen mit der Eiablage beginnen, andere strecken erst die Legeröhre, und die Ablage erfolgt mit Unterbrechungen. Dasselbe trifft zu für Kulturtiere.

Fr ♀ Nr. 1, schl 9. 4. 35, 6.30'/r/A 6.35'/Af 7.40'
 ——— 2, ———, 6.30'/r/A 6.45'/Af 7.45'
 ——— 3, ———, 6.30'/r/L bis 7.45'/e/A 7.55'/Af 9.00'
 ——— 4, ———, 6.30'/r/L bis 8.00'/A 8.00'/9.15' noch nicht fertig
 ——— 5, ———, 6.30'/r/L bis 7.10'/A 7.10'/9.15' noch nicht fertig
 ——— 6, ———, 6.00'/A 6.55'/L/7.15'A Versuch/L bis 10.00'/dann A

♀ Kultur I, 1938, fast alle Weibchen legen nach kurzem Zögern parthenogenetisch.
 — 23, 1939, wie vorhin, aber mehrere Weibchen strecken erst L
 — 24, 1939, — — — — —

Ziegelbrücke (Glarus)

Fr ♀ Nr. 1, schl 15. 4. 44, 6.13'/r/A 6.17'
 ——— 2, ———, 7.12'/r/e 7.14'/L 7.17'/A
 ——— 3, ———, 6.25'/r/e 6.40'/legt wenig
 ——— 4, ———, 6.10'/L/A

K ♀ Nr. 1, schl 20. 4. 41, 16.05'/e 16.10'/L/e 16.23'/L/A 16.30'
 ——— 2, ———, 17.40'/L/A 17.45'

Kultur 47, schl 11. 4. 47, 83 ♀ schl gleichzeitig, 73 L kürzere Zeit
 10 L lange/A/11.15' noch nicht fertig

Kultur 6, schl 14. 4. 47, A parthenogenetisch entweder sofort, oder L kürzere oder längere Zeit

Kultur 3, 1947/48 aus Kultur 6, 1946/47, A parthenogenetisch entweder sofort, oder L kürzere oder längere Zeit. Viele Tiere meist kurz L

Biel (Bern)

Kultur 6, 1944/45

♀ Nr. 1, schl 23. 3. 45, 7.50'/e/braucht lange, bis A parth. fertig
 ——— 2, ———, 7.35'/A 7.35'
 ——— 3, ———, 7.45'/e 7.50'/ist 10.20' mit A noch nicht fertig
 ——— 4, ———, 8.05'/r/e 8.07'/ist 10.20' mit A noch nicht fertig
 ——— 5, ———, 7.45'/r/e 7.50'/L 7.55'/e 7.55'/ist 10.20' mit A noch nicht fertig
 — 6-13, ———, 7.00'/r/e/L/e/A. ♀ brauchen lange, 3 ♀ sind 16.00' noch nicht fertig

Aus den mitgeteilten Tatsachen zeigt sich jetzt schon, daß bei der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* die parthenogenetische Vermehrung nur mehr oder minder eingefahren ist, und daß alle Lokalformen wohl auf bisexualle Vermehrung umschalten können. Daß das letztere möglich ist, ergibt sich aus den Kreuzungsversuchen, und warum es möglich ist, wird die zytologische Untersuchung zeigen.

b) *Schlüpfresultate*

Wir hatten bei unseren Aufzuchten diploid parthenogenetischer Lokalformen wohl früh schon wahrgenommen, daß fast immer einige Embryonen in der Entwicklung stecken bleiben, die Bedeutung dieser Tatsache aber erst spät erfaßt und es deshalb auch versäumt, systematisch Beobachtungsmaterial zu sammeln. Die Aufzeichnungen, welche wir besitzen, sind in Tabelle 1 zusammengefaßt wiedergegeben. Alle aufgeföhrten Lokalformen, außer Birrwil, stammen von gemischten Fundplätzen (bisex. und diploid part.), und die Weibchen, welche die Gelege lieferen, sind Kulturtiere, abgesehen von Auw und Gurten; hier benützten wir Freilandweibchen. Wir geben in der Tabelle 1 an, wie viele Räupchen

Tabelle 1. *Schlüpfresultate* (Durchschnittswerte)

Zuchtjahr	Zahl der Gelege	Lokalform	Zahl der geschlüpften Räupchen	Räupchen entwickelt, nicht geschlüpft	Entwickelt bis Augenpunkte	Nicht entwickelt
1936/37	12	Lägern Kultur 57/b .	90	1,9	—	4,25
1944/45	21	Biel Kultur 6 . . .	69,5	33,3	0,8	0,4
1946/47	43	Ziegelbrücke Kultur 6	106,8	3,9	1,6	1,2
"	76	Ziegelbrücke Kultur 5	113,5	2,4	0,5	1,2
"	30	Im Fang Kultur 4 .	87,6	3,8	0,3	0,8
"	35	Birrwil Kultur 1 . .	15,2	1,4	2	88,2
1947/48	1	Auw Freiland . . .	61	1	—	3
"	7	Gurten Freiland . .	52,7	1,9	0,3	6,7
"	12	Rotschuh Kultur 1 .	26,4	9,8	—	25,6

durchschnittlich pro Gelege schlüpften, wie viele mehr oder minder vollständig entwickelt waren, aber nicht schlüpften und wie viele nur bis zu dem Stadium sich entwickelt hatten, in welchem das Augenpigment gebildet wird. Eier, welche in der Entwicklung nicht so weit kamen, nennen wir „unentwickelt“, wissen aber, daß diese Benennung ungenau ist (vgl. S. 78).

Wie man sieht, bleibt immer ein kleinerer oder größerer Teil der Tiere in der Entwicklung stecken. Den extremsten Schlüpfresultaten an Birrwil trauten wir nicht, haben deshalb diese Lokalform 1959 nochmals geprüft und dazu ausschließlich Freilandgelege benutzt. Diese trugen wir¹ am 23. 4. 59 ein, zu einer Zeit, als die Embryonalentwicklung wohl abgeschlossen war, denn das Schlüpfen der Räupchen begann schon am 7. 5. 59. Die Tabelle 2 gibt die Schlüpfresultate.

Wie die Zusammenstellung zeigt, ist kein Gelege vorhanden, in welchem alle Tiere geschlüpft wären. Weiter muß festgestellt werden, daß die Zahl der Eier, die auf irgend einem Stadium der Embryonalentwick-

¹ Das heißt: Herr TÖPPEL, dem ich für seine neuerliche Hilfe meinen wärmsten Dank sage.

Tabelle 2. Birrwil, Freilandgelege (Schlüpfresultate)

Gelege-Nr.	Schlüpf-datum 1959	Gesamtzahl der Eier	Zahl der geschlüpften Räupchen	Entwickelt, nicht geschlüpft	Bis Augenpunkte entwickelt	Unentwickelt
1	11./12. 5.	74	20	5	5	44
2	—	114	65	11	4	34
3	10. 5.	89	14	7	6	62
4	—	90	47	17	—	26
5	—	65	12	3	10	40
6	9. 5.	75	74	1	—	—
7	10. 5.	14	5	2	2	5
8	—	67	65	—	—	2
9	11./12. 5.	131	114	2	—	15
10	—	3	2	—	—	1
11	10. 5.	102	60	5	9	28
12	—	94	6	1	6	81
13	—	44	1	1	1	41
14	—	57	20	4	10	23
15	—	72	50	—	1	21
16	9. 5.	89	84	1	—	4
17	11./12. 5.	89	65	1	3	20
18	10. 5.	75	30	4	10	31
19	11./12. 5.	83	13	3	4	63
20	9. 5.	77	73	—	3	1
21	—	84	74	2	—	8
22	10. 5.	78	54	6	—	18
23	8. 5.	74	69	3	—	2
24	9. 5.	95	94	—	—	1
25	11./12. 5.	84	33	8	13	30
26	—	118	82	2	—	34
27	8. 5.	58	52	4	—	2
28	9. 5.	88	87	1	—	—
29	10. 5.	75	28	14	14	19
30	—	98	96	—	2	—
31	9. 5.	89	79	3	—	7
32	—	70	18	4	10	38
33	—	97	37	1	21	38
34	8. 5.	71	70	—	—	1
35	—	64	13	8	3	40
36	10. 5.	82	76	5	—	1
37	8. 5.	89	88	2	—	1
38	9. 5.	78	67	10	—	1
39	8. 5.	115	110	2	1	2
40	—	15	—	3	—	12
41	—	41	18	7	5	11
42/43	—	198	186	—	4	8
44	—	81	76	3	—	2
45	—	11	10	1	—	—
46	—	88	80	4	2	—
47	7. 5.	74	70	3	—	1
48	8. 5.	50	9	3	13	25
49	10. 5.	94	87	2	1	4
50	8. 5.	72	18	22	11	21
51	9. 5.	85	69	5	—	11
52	11./12. 5.	91	—	36	1	54
53	—	64	—	64	—	—
	Σ in %	4075 100	2668 65,5	296 7,3	175 4,3	936 23,0

lung stecken blieben, in den verschiedenen Gelegen sehr verschieden ist. Es gibt Gelege, in welchen fast alle Eier schlüpfende Räupchen lieferten (z. B. Nr. 6, 8, 9, 16, 20, 24, 28, 30, 34, 36, 37, 39, 42, 43, 46, 47, 49), und es gibt andere, in welchen die Mehrzahl der Eier unentwickelt blieb (z. B. Nr. 3, 5, 12, 13, 19, 35, 52).

Endlich fällt auf, daß die Zahl der Eier in den verschiedenen Gelegen sehr verschieden groß ist, und daß es Gelege gibt, die nur wenige Eier haben (Nr. 7, 10, 40, 45). Da handelt es sich bestimmt nicht um Gelege, die von Weibchen stammen, welche etwa in der Ablage gestört worden wären, denn die Eier waren zugedeckt mit Afterwolle; also ist es diesen Weibchen nicht gelungen, mehr Eier zu legen. Sie tun am Ende der Ablage dasselbe, was unbegattete bisexuelle Weibchen tun; auch diese decken ihre „Gelege“, die oft nur aus einem Ei bestehen, mit Afterwolle zu, wie das bei der normalen Ablage geschieht.

Man könnte in Versuchung kommen, aus diesen Tatsachen zu schließen, daß das Material des Fundplatzes Birrwil heterogen sein muß. Alle unsere Erfahrungen sprechen aber gegen eine solche Folgerung. Viel wahrscheinlicher dürfte es sein, daß die Schlüpfrgebnisse sowohl wie das Verhalten der Weibchen nach dem Schlüpfen aus der Puppenhülle und bei der Eiablage dafür sprechen, daß die Parthenogenese bei der Lokalform von Birrwil (und analogen Lokalformen, so Erlach) noch nicht perfekt ist und es von Zufälligkeiten abhängen mag, ob ein bestimmtes Weibchen dies oder jenes tut, und ob bei der parthenogenetischen Entwicklung Wege eingeschlagen werden, die zum Ziele führen, oder ob die Entwicklung auf Irrwege gerät und stecken bleibt. Daß beides möglich ist, wird die zytologische Untersuchung zeigen.

c) Aufzuchtreultate

Im Laufe der Jahre haben wir viele Aufzuchten diploid parthenogenetischer Lokalformen durchgeführt. Die Resultate sind in der Tabelle 3 zusammengefaßt.

Wir stellen fest, daß alle geprüften Lokalformen thelytok sind, aber nicht rein thelytok, denn es können vereinzelt Männchen und seltener Gynander oder andere sexuelle Mosaiktiere auftreten. Fast alle Lokalformen, die Männchen ergaben, stammen von gemischten Fundplätzen (bisex. und diploid parth.) oder von Fundplätzen mit einer *Triquetrella*-Form, deren Weibchen sozusagen nur widerwillig parthenogenetisch legen (z. B. Erlach) oder doch sehr lange brauchen, bis alle Eier gelegt sind (wie z. B. Niederweningen). *Das alles kann nicht Zufall sein! Es ist ein neuer Ausdruck dafür, daß die parthenogenetische Vermehrung hier noch nicht ganz stabilisiert ist und der Mechanismus, der Männchen bestimmt, vereinzelt noch spielt.*

Tabelle 3. *Diploid parthenogenetische Lokalformen* (Aufzuchtergebnisse)

Nr.	Zuchtwahr	Lokalform	Zahl der Aufzuchten	Ergebnis		
				♀	♂	Gynander oder J.-Tiere
1	1937—1941	Lägern	16	638	—	—
2	1940/41	Lägern	1	69	1	—
3	1940/41	Lägern	1	26	1	—
4	1941/42	Lägern	7	267	—	—
5	1941/42	Lägern	1	69	—	1
6	1941/42	Bölchen	1	67	—	—
7	1941/42	Egerkingen	1	54	—	2
8	1941/42	Wettingen	1	49	2	1
9	1942/43	Bölchen, Egerkingen, Wettingen, Niederweningen	6	486	—	—
10	1942/43	Niederweningen	1	57	2	—
11	1943/44	Villigen, Gislifluh, Albispaß, Villeret, L'Isle, Genf, Chau mont, La Coudre, Montreicher, Amden, Regensberg, Homberg	12	470	—	—
12	1944/45	Stäfa, Birrmensdorf, St. Cergues, Le Pont	4	130	—	—
13	1944/45	Biel	1	93	1	—
14	1945/46	Wildhaus	1	63	—	—
15	1945/46	Ziegelbrücke	1	69	1	—
16	1946/47	Birrwil, Huttwil, Erlenbach, Ziegelbrücke, Buochli	5	346	—	—
17	1946/47	Im Fang	1	42	1	—
18	1946/47	Ziegelbrücke	1	73	1	1
19	1947—1949	Rotschuh, Ziegelbrücke, Im Fang, Näfels, Oberdießbach, Merenschwand	7	484	—	—
20	1949—1954	Ziegelbrücke, Lägern, Dotzigen, Weesen	6	272	—	—
21	1954/55	Erlach	1	81	1	—
22	1955/56	Dotzigen	2	56	—	—
23	1955/56	Erlach	1	26	—	1
			Σ	83	3987	11
						6

Es wird eine wichtige Aufgabe der zytologischen Untersuchung sein, diese Aufzuchtreultate zu erklären.

2. Zytologie der diploid parthenogenetischen *Triquetrella*

a) Überblick über den Ablauf der Reifeteilungen

Zur Zeit der Eiablage ist bei der diploid parthenogenetischen *Triquetrella*, gleich wie bei anderen Schmetterlingen, das Metaphasenstadium erreicht (Tafelabb. 1—4). Die Spindel kann noch im Dotter liegen (1—3), die Spindelachse in jeder beliebigen Orientierung. In späteren Kernteilungsstadien (14—17) ist die Spindel an die Eioberfläche hinausgerückt und steht jetzt immer senkrecht zu ihr.

Wir werden über die Zahlenverhältnisse der Chromosomen im nächsten Kapitel berichten, müssen aber hier vorwegnehmen, daß die diploide Zahl 61 bzw. 62 beträgt; also müßte die haploide 31 sein. Sie beträgt verblüffenderweise auch tatsächlich bei den vielen Lokalformen, welche wir prüften, ausnahmslos 31.

Daraus ergibt sich, daß bei der diploid parthenogenetischen Form die Konjugation der Chromosomen ebenso regelmäßig und vollkommen sich vollzieht, wie bei der bisexualen *Triquetrella*.

Was in der Metaphase I vorliegt, sind also Tetraden. Die Tafelabb. 1 gibt eine Polansicht der Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung. Auf diesem Stadium ist es oft nicht leicht, die genaue Zahl der Tetraden festzustellen, denn diese liegen in variablen Verbänden vor. Das ist bei der bisexualen *Triquetrella* (SEILER 1959) und bei der tetraploiden (SEILER 1923, Tafel I, 3) nicht anders und scheint für Schmetterlinge häufig, wenn nicht allgemein, zuzutreffen.

Die Ursache für diese zufälligen Assoziationen ist noch dunkel; zwar gibt K. SCHÄFFER (1944) eine Deutung, die willkommen wäre, wenn die Voraussetzungen richtig wären: Nach SCHÄFFER wird das „Eliminationsmaterial“, von dem gleich die Rede sein soll, nach außen von den Tetraden abgeschieden, bildet auf diesem Stadium eine Art Pellikula um die Tetraden, und an diesem Material sollen nun die Tetraden verkleben. Aus der „Tetraden-Pellikula“ schlüpfen dann die Dyaden heraus und wandern polwärts.

Der Vorgang der Elimination ist in verschiedenen Arbeiten (vgl. SEILER 1914, 1923) geschildert worden; hier genügen einige ergänzende Bemerkungen. Die Tafelabb. 2 gibt eine Seitenansicht der Metaphase I aus einem Ei, das viel Eliminationschromatin abscheiden wird, Bild 3 eine Seitenansicht bei stärkerer Vergrößerung aus einem Ei, das wenig eliminieren wird. Wird wenig abgeschieden, so bleibt der Raum zwischen den Dyaden bei Heidenhainfärbung klar, und man sieht die Fasern, durch welche die Dyaden verbunden sind (3 und 4); wird viel Eliminationschromatin abgeschieden, so kommen die schwarzen Kugeln oder Hohlkugeln des Eliminationschromatins zwischen diese Verbindungs-

fasern zu liegen (8, weniger deutlich in 7 und 9; vgl. auch Tafelabb. 2 für die bissexuelle *Triquetrella*, SEILER 1959, und Tafel I, 8, 9, für die tetraploid parth. Form, SEILER 1923).

Daß das Eliminationschromatin also anders ausgeschieden wird, als SCHÄFFER annimmt, ist offensichtlich. RIS und KLEINFELD verdanken wir eine mikrochemische Analyse dieser Vorgänge: "The elimination chromatin (von *Solenobia*) is therefore essentially ribonucleoprotein" (RIS und KLEINFELD 1952, S. 370).

Stehen die Dyaden so, daß dem Beschauer nur eine Chromatide zugekehrt ist, so sieht man natürlich je nur eine Verbindungsader (6), auf der scheinbar das Eliminationschromatin gegen den Spindelaquator abfließt. Dank dieser Verbindungsfasern kann man während der Anaphase I in Seitenansichten Tochterchromosomen leicht erkennen (6, 8), und es bleibt die Anordnung der Chromosomen während des Auseinanderwanderns der Tochterplatten gewahrt, so daß Tochterchromosomen identifiziert werden können. Die Tafelabb. 11 und 13 geben Tochterplatten der frühen Anaphase I samt der zugehörigen Eliminationsplatte (12); diese liegt auf demselben Schnitt wie die eine Tochterplatte (13). Wie man sieht, können Tochterchromosomen mit absoluter Sicherheit identifiziert werden. Zwischen den Brocken oder Hohlkugeln des Eliminationschromatins sind in 12 die Querschnitte durch die Stützfasern erkennbar.

Es kann, wie wir zeigen werden, der XO-Typus der Geschlechtschromosomen bei der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* verwirkt sein. Schon auf dem Metaphasenstadium kann man das unpaare X gelegentlich erkennen (4, 5), selten in der Anaphase (9, 10), und nur dann, wenn das X nachhinkt; in 12 liegt das X im Niveau des Eliminationschromatins und könnte photographisch nur schwer demonstriert werden.

In der sog. Interkinese (14) werden die Verbindungs- und die Stützfasern der ersten Reifespindel vom Äquator her aufgelöst, und jetzt können in der Anordnung der Chromosomen innerhalb einer Platte Verschiebungen erfolgen, so daß von der späteren Anaphase I ab die Identifizierung von Tochterchromosomen nicht mehr sicher glückt.

Die Eliminationsplatte und vor allem die innere Tochterplatte werden nun vom Strom des Richtungsplasmas (vgl. SEILER 1959, S. 102) nach innen getragen. Hierauf entstehen die Fasern der zweiten Reifespindeln; in 15 ist annähernd die Metaphase der zweiten Reifeteilung gebildet, wenigstens innen. In 16 beginnt die Anaphase II; es ist typisch, daß diejenige des Richtungskörpers etwas nachhinkt. Dasselbe ist der Fall bei der bissexuellen und der tetraploiden *Triquetrella*. Bild 17 zeigt die Telophase II und Bild 18 die Vorkernbildung; die äußere Spindel ist in 18 nicht getroffen. Die Spindelfasern haben sich inzwischen gestrekt

oder werden gestreckt, und so kommt der zweite Richtungskörper (oberer → in 18) in die Region der Eliminationsbrocken zu liegen und ebenso der innere Deszendent des ersten Richtungskörpers von der Gegenseite her; der äußere Deszendent kommt in ein strukturloses Plasma an der Eiperipherie zu liegen und der weibliche Vorkern (unterer →) „begibt sich“ jetzt auf die Wanderung gegen die Achse des Eies (vgl. Textabb. 7, S. 56).

Man kann die geschilderten Beobachtungen in einen Satz zusammenfassen: *Der äußere Ablauf der Reifeteilungen im diploid parthenogenetischen Ei entspricht in allen Punkten demjenigen im bisexuellen Ei.*

Damit aber fangen wir an zu verstehen, warum es der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* möglich ist, auf bisexuelle Vermehrung umzuschalten.

b) Die Chromosomenzyklen

Die zytologischen Untersuchungen begannen vor etwas mehr als 20 Jahren an der Lokalform von Lägern (Zürich); wir kannten damals keine andere diploid parthenogenetische *Triquetrella*. Es glückte uns nicht, die Zahlenverhältnisse der Chromosomen aufzuklären. Wir suchten nach anderen diploid parthenogenetischen Formen und fanden sie. Dabei stellte sich heraus, daß Geschlechtschromosomen vorhanden sind. Also müssen 2 Sorten von Eiern gebildet werden. Das schien uns eine sinnlose, jedenfalls unverständliche Einrichtung, wußten wir damals doch schon, daß aus dem diploid parthenogenetischen Ei nur Weibchen hervorgehen.

Wir zweifelten deshalb an der Realität von Geschlechtschromosomen, ließen das Material als unverständlich liegen, nahmen aber die Arbeit zu wiederholten Malen wieder vor, immer neue Lokalformen heranziehend. Überall mußten wir die Existenz von Geschlechtschromosomen bestätigen. Also standen wir vor der Aufgabe, die Rolle des Geschlechtschromosomen-Mechanismus aufzuklären. Dazu mußte der ganze Chromosomenzyklus klar gelegt werden. Das führte zu neuen Überraschungen, die es notwendig machten, die ganze erste Entwicklung im diploid parthenogenetischen Ei zu untersuchen, und zum Vergleich auch diejenige im bissexuellen und im besamten parthenogenetischen Ei.

Als letzte Komplikation kam der Nachweis, daß der XO- und der XY-Typus vorhanden sein kann, gelegentlich an ein und demselben Fundplatz. Also mußte damit gerechnet werden, daß auch bei der diploid parthenogenetischen Form das Y im Verschwinden begriffen ist, und wir gelegentlich auf überzählige Y stoßen könnten, wie bei der bissexuellen *Triquetrella* (SEILER 1959).

Das alles wird erklären, warum wir so lange brauchten, um die Zytologie der diploid parthenogenetischen Form klar zu legen.

Über technische Dinge orientierten wir in der I. Mitteilung (vgl. SEILER 1959, S. 77 und S. 83–84). Auch in der vorliegenden Arbeit wählten wir zur Demonstration der Chromosomenzahlen nur unzerschnittene Platten, die ganz oder doch annähernd in einer optischen Ebene liegen. Um das X sicher identifizieren zu können, benützten wir ferner nur die erste Reifeteilung; denn in den Metaphasen der zweiten Reifeteilung ist, wie erwähnt, eine Homologisierung der Chromosomen zumeist nicht mehr möglich. Handelt es sich aber nur um die Feststellung der Chromosomenzahlen, so ziehen wir Metaphasenplatten der zweiten Reifeteilung heran, denn sie sind leichter zu bekommen als solche der ersten Reifeteilung.

Unsere Abbildungen geben die Chromosomengrößen und Formen so genau wie möglich. Was die Größen anlangt, sind wir aber an technische Gegebenheiten gebunden, welche wir nicht ändern können. Wir färben mit Heidenheim, weil das zum Chromosomenzählung immer noch die günstigste Farbe ist. Das überfärbte Präparat muß differenziert werden; differenzieren wir nun wenig, so bleiben die Chromosomen fett, differenzieren wir stark, so werden sie mager; es ist aber ein Ding der Unmöglichkeit, immer denselben Differenzierungsgrad zu treffen. Dazu kommt, daß eine Chromosomenplatte, die unmittelbar unter der Schnittfläche liegt, immer etwas stärker differenziert ist als eine Platte des gleichen Präparates, welche mitten in der Schnittdicke liegt. Zumeist sind auch in den Reifeteilungen die Chromosomen der äußeren Platte etwas stärker differenziert als diejenigen in der inneren, was der Leser an unsern Bildern erkennen wird. Also sagen unsere Bilder nur wenig aus über die absolute Größe der Chromosomen, sie sind jedoch zuverlässig in bezug auf die relativen Größen.

Die schwierigste und zeitraubendste Aufgabe war für uns, die diploide Chromosomenzahl einwandfrei festzustellen. Da unsere Beweisführungen von der Zuverlässigkeit der Zählungen abhängen, ist ein Wort zur Technik des Zeichnens zu sagen.

1. Wir wählen unter den zur Verfügung stehenden Platten nur die zum Zeichnen aus, die uns restlos klar scheinen.
2. Eine Hilfskraft zeichnet die Platte.
3. Die Zeichnung wird kontrolliert von mir (SEILER) und bekommt ein Prädikat. Nur die „einwandfreien“ Platten werden in die Statistik aufgenommen; alles andere wird eliminiert.
4. Zuletzt wird die Chromosomenzahl ermittelt und eingetragen.

α) Der XO-Typus

Das unpaare X kann, wie erwähnt, in der Anaphyse I nachhinken und ist in diesem Fall in Spindelseitenansichten natürlich leicht festzustellen (Tafelabb. 9, 10). Es gibt aber keine Lokalform vom XO-Typus, bei welcher das Nachhinken mit einiger Regelmäßigkeit erfolgen würde. Also sind wir auf das Auszählen der Tochterplatten angewiesen. Die Platte mit dem X hat 31, die ohne X hat 30 Chromosomen. In den Polansichten stellt sich dann allerdings heraus, daß das X doch oft etwas außerhalb der Ebene der Autosomen liegt und daran ohne weiteres erkannt werden kann; so in dem Beispiel der Tafelabb. 11–13, das von der Lägernform mit dem XO-Typus stammt; das ist eine frühe Anaphase, etwas jünger als die Seitenansicht 10. Das X liegt unmittelbar unter der Tochterplatte 13, zwischen dieser und der Eliminationsplatte 12, so daß in den Platten 11 und 13 nur je die 30 Autosomen zu sehen sind;

im Plattenpaar der Textabb. 1A liegt das X, wie zumeist, im Niveau der Autosomen; die Platte mit dem X hat also 31 Chromosomen (linkes Bild), die andere Platte, es ist die innere, hat nur 30. Der Leser wird das X auf den ersten Blick finden.

Die Textabb. 1B gibt in a_1 a_2 , b_1 b_2 und c_1 c_2 drei weitere Tochterplattenpaare der frühen Anaphase der ersten Reifeteilung von drei zufällig herausgegriffenen Lokalformen [Dotzigen (Bern), Buochli

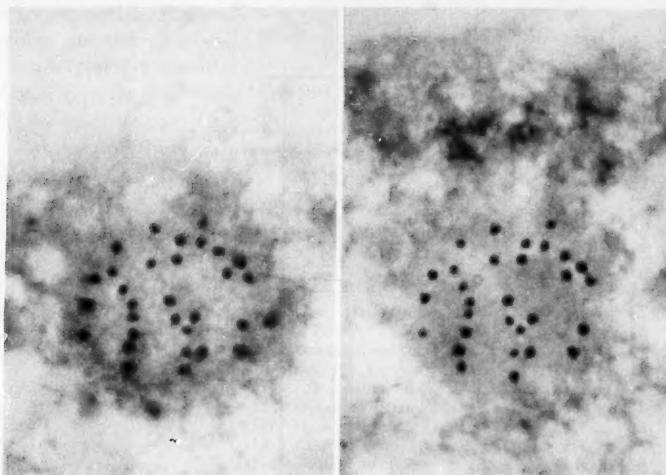


Abb. 1A. Lokalform von Erlach. Tochterplatten der ersten Reifeteilung auf zwei benachbarten Schnitten. Links äußere Tochterplatte mit 31, rechts innere Platte mit 30 Chromosomen. Das X liegt am rechten Rand der äußeren Platte. Vergr. 2000 ×

(Unterwalden), Wolhusen (Luzern)]; links ist je die äußere Platte, welche den ersten Richtungskörper ergibt, rechts die innere. Die Chromosomenzahl beträgt je 30:31. Da die Tochterchromosomen leicht identifiziert werden können, ist das unpaare X mit absoluter Sicherheit festzustellen; bei a_1 a_2 liegen beide Platten übrigens auf einem Schnitt, die Identifizierung bietet also hier ohnehin keine Schwierigkeit, und in b_1 und c_2 hinkt das X etwas nach und ist aus diesem Grunde leicht erkennbar. Das X gehört, wie die Bilder zeigen, zu den großen Chromosomen, ist aber nicht das größte. Das trifft auch für alle anderen bis jetzt analysierten Lokalformen mit dem XO-Typus zu. Vorerst kennen wir rund 80 solcher Lokalformen. Über ihre geographische Verbreitung soll in der Mitteilung III berichtet werden.

Abb. 1B gibt in d_1 d_2 noch 2 Metaphasenplatten der zweiten Reifeteilung aus einem Ei der Lokalform von Ins (Bern); zwar kann in dem

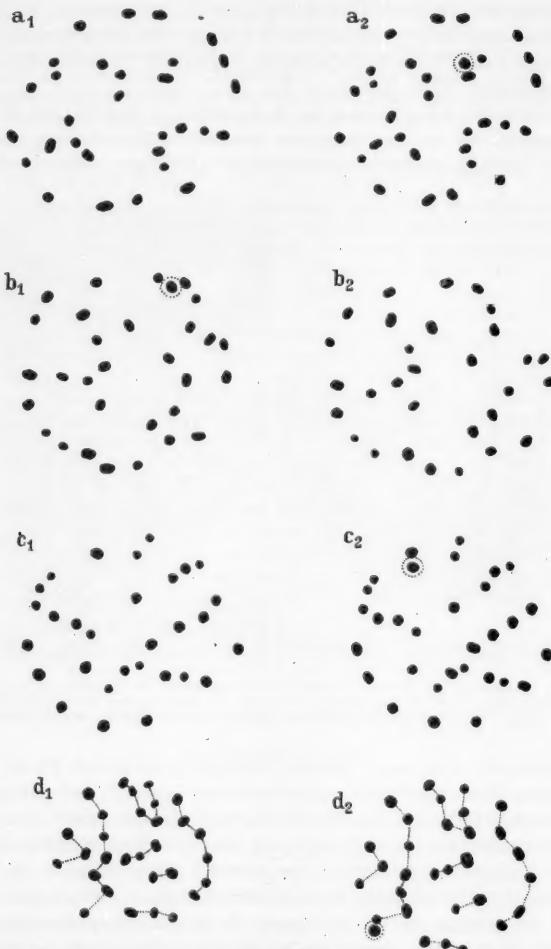


Abb. 1 B. Tochterplatten der ersten Reifeteilung (a—c) aus Eiern von Lokalformen mit dem XO-Typus. Links ist immer die äußere Tochterplatte (erster Richtungskörper), rechts die innere. Das X ist punktiert umrandet. a₁, a₂, Lokalform von Dotzigen (Bern); b₁, b₂, Buochli (Unterwalden); c₁, c₂, Wohlhusen (Luzern). d₁, d₂ sind Metaphasenplatten der zweiten Reifeteilung aus dem Ei der Lokalform von Ins (Bern). Vergr. 3320 ×

vorliegenden Fall das X mit einiger Sicherheit identifiziert werden, die Homologisierung der Tochterchromosomen aber ist nicht mehr zuverlässig; wie wir homologisieren möchten, deuten die punktierten Linien an.

Wie die Abb. 1B zeigt, geht das X bald nach innen (a_2 , c_2 , d_2), bald nach außen (b_1 und Abb. 1A). Die Frage taucht auf: Geschieht die Verteilung zufallsmäßig? Einige Lokalformen, von welchen wir viele gute Plattenpaare besitzen, sind in Tabelle 4 zusammengestellt. Besonders viele Zählungen haben wir für die Lokalform von Ziegelbrücke und für die von Dotzigen. Aus der Zusammenstellung ergibt sich, daß die Verteilung im großen und ganzen tatsächlich zufallsmäßig ist; etwas häufiger wird das X allerding in der inneren Tochterplatte angetroffen als in der äußeren (1:1,22).

Nr.	Lokalform	Das X wandert nach	
		außen = ♀	innen = ♂
1	Wassenstadt, St. Gallen . . .	6	7
2	Flums, St. Gallen . . .	6	20
3	Grappen, St. Gallen . . .	13	16
4	Weesen, St. Gallen . . .	14	8
5	Ziegelbrücke, Glarus . . .	58	77
6	Pragel, Schwyz . . .	5	6
7	Rotschuh-Gersau, Schwyz	14	15
8	Uster-Ottenhausen,		
	Zürich	13	15
9	Zimmerberg, Zürich . . .	14	11
10	Birrwil, Aargau	18	14
11	Gümmenen, Bern	17	25
12	Dotzigen, Bern	63	75
13	Hinterstoecken, Bern . . .	19	25
14	Erlach, Bern	25	28
15	Jaun, Freiburg	18	26
16	La Tine, Waadt	6	9
	Σ	309	377
	Verhältnis	1 : 1,22	

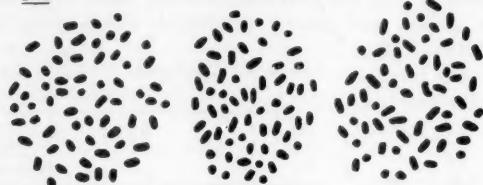
Nun wird in den ersten Stadien der Entwicklung die Chromosomenzahl durch Kernverschmelzung (Automixis) von der Haploidie zur Diploidie reguliert. Unter der Voraussetzung, daß bei der Automixis 2 Furchungskerne verschmelzen, wäre folgendes Resultat zu erwarten: Aus Eiern mit X müßten Tiere mit $2 \times 30 + X = 60 + 2X$ entstehen; das wären zweifellos Männchen. Aus Eiern ohne X müßten Tiere mit 60 Autosomen entstehen; das dürften Weibchen sein. Wir hätten also — wenigstens annähernd — ein normales Sexualverhältnis zu erwarten. In Wirklichkeit entstehen aber aus parthenogenetischen Eiern fast ausschließlich Weibchen (Tabelle 3, S. 40). *Wir haben somit in unseren Annahmen oder den Überlegungen irgendeinen Fehler gemacht!*

Über die diploide Chromosomenzahl können wir durch direkte Beobachtung entscheiden. Wir ermittelten sie auch in dieser Untersuchung auf dem Blastoderm stadium. Die Abb. 2 zeigt 9 Blastoderm-äquatorialplatten aus 9 verschiedenen Embryonen von Lokalformen, welche den XO-Typus haben. Alle Platten haben überraschenderweise 61 Chromosomen. Hier haben wir ein großes Material an Zählungen, die sich auf die Lokalformen von Ins, Ziegelbrücke, Weesen, Pragel, Oberwil (S.-tal), Dotzigen, Fribourg und Aigle erstrecken. Alle einwandfreien Zählungen ergaben die Chromosomenzahl 61. Die Zahl der Embryonen,

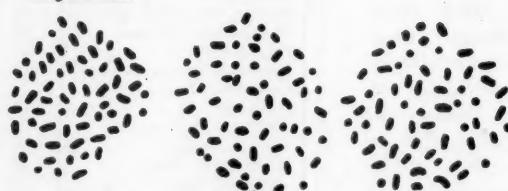
welche wir prüften, beträgt 62. Geprüft wurden Gelege von Freiland- und Kulturtieren.

Wenn es glücken würde, zu erklären, wie die Zahl 61 entsteht, hätten wir zugleich die Erklärung für das Aufzuchtergebnis, d.h. für die Thelytokie.

Ins



Ziegelbrücke



Dotzigen

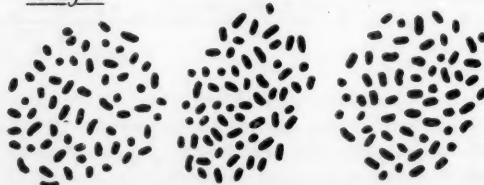


Abb. 2. Blastodermäquatorialplatten mit 61 Chromosomen aus 9 Embryonen von Lokalformen mit dem XO-Typus. Vergr. 3320 ×

β) Der XY-Typus

Beim XY-Typus hinken die Geschlechtschromosomen in der Reduktionsteilung nie nach. Also können wir sie nur in Polansichten und nur dann identifizieren, wenn zwischen X und Y eine Größendifferenz besteht, die außerhalb der Fehlergrenze liegt. Sind beide Geschlechtschromosomen aber gleich groß, so ist ein morphologischer Nachweis überhaupt nicht möglich.

Relativ günstig liegt der Fall also für uns, wenn deutliche Größendifferenzen bestehen; die können aber nur in unzerschnittenen Tochterplattenpaaren der frühen Anaphase I nachgewiesen werden, weil nur auf diesem Stadium die Identifizierung der Tochterchromosomen möglich ist; zerschnittene Platten sind wohl zum Zählen der Chromosomen zu gebrauchen, sie scheiden aber aus, wenn es gilt, das XY-Paar sicher zu identifizieren. Eine genügende Zahl unzerschnittener und auch sonst eindeutiger Tochterplattenpaare für eine bestimmte Lokalform zu bekommen, ist aber schwer.

Somit werden den folgenden Aussagen über die Beziehungen zwischen X und Y einige Unsicherheiten anhaften, auf die wir aufmerksam machen werden.

In technischer Hinsicht ist wichtig, daß beide Tochterplatten unbeeinflußt gezeichnet werden. Wir fertigten erst von der einen Platte ein genaues Bild an, legten das weg, zeichneten dann die andere Platte genau und verglichen erst jetzt, ohne an den Einzelbildern noch Veränderungen anzubringen.

Wir sind mit der chromosomal Analyse der diploid parthenogenetischen Fundplätze noch nicht fertig, kennen aber vorerst schon rund 60 Lokalformen mit dem XY-Typus. In der Mehrzahl der Fälle ist das Y eindeutig kleiner als das X. Wir nennen das große Geschlechtschromosom X-Chromosom, denn es entspricht in der Größe dem unpaaren X beim XO-Typus.

Die Abb. 3 gibt Tochterplatten der frühen Anaphase I solcher Lokalformen wieder. In a_1 a_2 von der Lägernform sind die Chromosomen in der äußeren Platte (a_1) im ganzen etwas magerer als in der inneren Platte; die Größendifferenz zwischen dem X der inneren Platte und dem Y der äußeren dürfte aber eindeutig sein. Wie früher erwähnt (vgl. S. 44 und Tafelabb. 11, 13), gibt es auf der Lägern auch diploid parthenogenetische Linien mit dem XO-Typus; der XY-Typus aber ist vorherrschend.

Das Plattenpaar b_1 b_2 stammt von der Lokalform von Kollbrunn (Zürich); hier ist das X außen, das Y innen. Wieder sind die Chromosomen der äußeren Platte etwas magerer. In c_1 c_2 (Lokalform von Albeuve, Fribourg) liegt der Fall umgekehrt; die Chromosomen der inneren Platte (c_2) sind im ganzen etwas magerer. Das Y ist in der äußeren Platte. Das Plattenpaar d_1 d_2 von der Lokalform von Regensberg (Zürich) ist deshalb besonders wertvoll, weil alle 3 Platten, die äußere Tochterplatte, die Eliminationsplatte, die innere Chromosomenplatte, auf einem Schnitt liegen, und Tochterchromosomen bequem verglichen werden können. Das inäquale Geschlechtschromosomenpaar fällt bei Betrachtung im Mikroskop auf den ersten Blick auf; die Größendifferenz liegt hier sowohl, wie in den übrigen Beispielen, eindeutig außerhalb der Fehlergrenze.

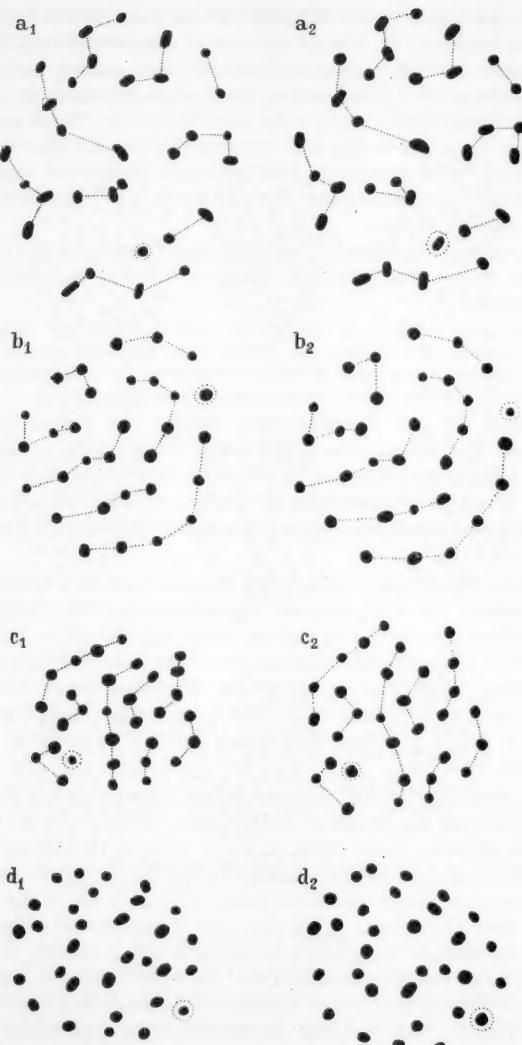


Abb. 3. Tochterplatten der Anaphase I aus Eiern von Lokalformen mit dem XY-Typus; Y kleiner als das X; links ist wieder je die äußere Platte. X und Y umrandet, homologe Chromosomengruppen meist durch punktierte Linien verbunden. a₁, a₂ Lokalform von Lägern (Zürich); b₁, b₂ Lokalform von Kollbrunn (Zürich); c₁, c₂ Lokalform von Albeuve (Fribourg); d₁, d₂ Lokalform von Regensberg (Zürich). Vergr. 3320 ×

Dieser selbe Geschlechtschromosomen-Typus scheint weit verbreitet zu sein und ist vorerst für die folgenden Lokalformen sicher nachgewiesen:

Au Mondstein (St. Gallen);
Ittingen (Thurgau);
Beringen (Schaffhausen);
Bölchen (Basel);
Lägern, Kollbrunn, Regensberg, Birmensdorf (Zürich);
Rhifluh, Siggenthal (Aargau);
Burgdorf, Frutigen, Moutier (Bern);
Gruyère, Rue, Albeuve (Freiburg);
Le Lieu, Lausanne, St. Cergues, Rocher de Naye (Waadt).

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß der XY-Typus mit stark inäqualen Geschlechtschromosomen überall im Schweizerischen Mittelland angetroffen wird.

Schwierig oder gar unmöglich wird der zytologische Nachweis von XY-Chromosomen, wenn das Y gleich groß oder annähernd gleich ist wie das X-Chromosom. Es ist wahrscheinlich, daß alle Übergänge gefunden werden könnten von Lokalformen ohne Y bis zu solchen, bei welchen das Y gleich groß ist wie das X. Jedenfalls steht fest, daß es auf der Lägern vereinzelt Linien mit dem XO-Typus gibt (Tafelabb. 11, 13), daß aber außerdem der XY-Typus mit stark inäqualen Geschlechtschromosomen vorkommt (Abb. 3, a₁ a₂); ferner fanden wir Linien, bei welchen sich X und Y in der Größe nicht unterscheiden (Textabb. 4, a₁ a₂). Beide Platten sind restlos klar und im Differenzierungsgrad wenigstens annähernd gleich, die äußere nur wenig stärker differenziert.

Zu einem analogen Ergebnis kommen wir an anderen Lokalformen. So ist in Aigle der XO-Typus vorhanden, aber außerdem fanden wir Linien, bei welchen wir X und Y nicht unterscheiden können (Abb. 4, b₁ b₂). Bei noch anderen Lokalformen blieben wir im Unklaren, ob zwischen X und Y ein Größenunterschied besteht, oder ob beide Geschlechtschromosomen gleich groß sind, so bei Broc (Abb. 4, c₁ c₂ und d₁ d₂); in c₁ c₂ wagen wir nicht, auf eine Inäqualität zu schließen; in d₁ d₂ ist die äußere Platte (d₁) stärker differenziert als die innere (d₂), eine Beurteilung also schon deshalb schwer; das umrandete Chromosomenpaar mag das leicht inäuale XY-Paar sein.

Die Frage tritt auf: Wird das XY-Paar zufallsmäßig getrennt? Zur Entscheidung können natürlich nur die Fälle benutzt werden, bei welchen ein stark inäuales XY vorhanden ist. Es stehen 27 einwandfreie Tochterplattenpaare dieser Art zur Verfügung: 13mal war das Y in der äußeren, das X also in der inneren Platte; 14mal war das X außen, das Y innen. Also wäre ein normales Sexualverhältnis zu erwarten: in Wirklichkeit entstehen aber nur Weibchen.

Die diploide Chromosomenzahl ermittelten wir auch für den XY-Typus auf dem Blastodermstadium. Die Abb. 5 gibt aus 9 verschiedenen

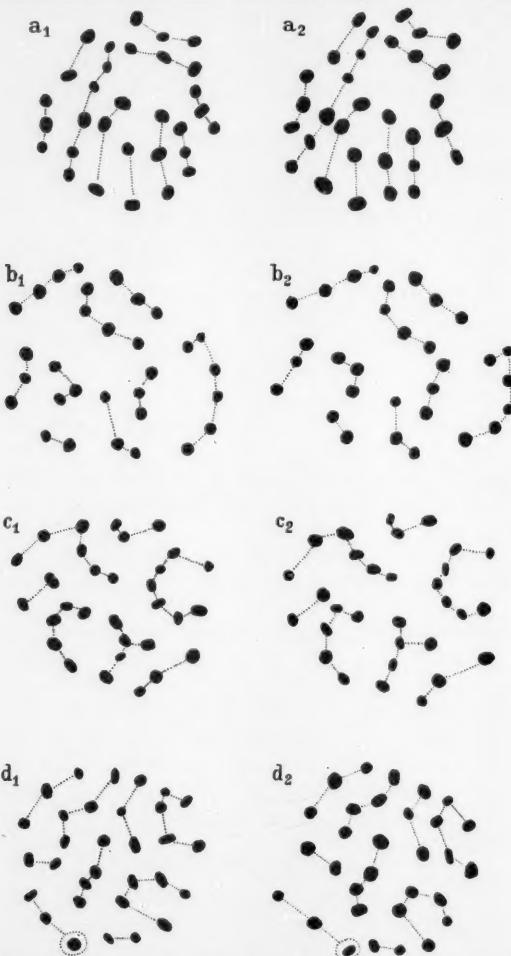


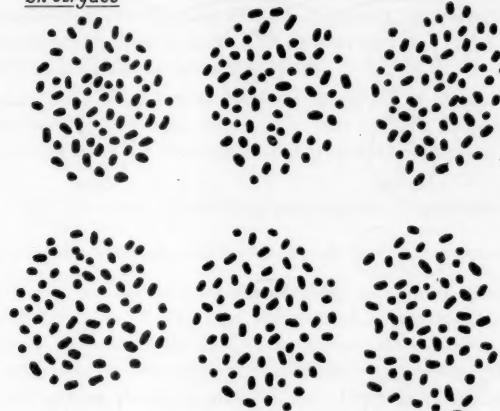
Abb. 4. Tochterplatten der Anaphase I aus Eiern von Linien, bei welchen sich X und Y nicht, oder doch nicht stark unterscheiden. Homologe Chromosomengruppen sind durch punktierte Linien verbunden; links wieder die äußere, rechts die innere Platte. a₁, a₂ Lägern (Zürich); b₁, b₂ Aigle (Waadt); c₁, c₂, d₁, d₂ Broc (Freiburg). Vergr. 3320 ×

Embryonen von den Lokalformen von St. Cergues und von Lägern 9 Äquatorialplatten, die je 62 Chromosomen besitzen. Auch hier wieder

haben wir ein großes Material an Zählungen; sie ergaben alle als diploiden Chromosomenbestand die Zahl 62. Wir führten die Zählungen an der Lägernform, Bölkchen und an St. Cergues aus. Die sichere Feststellung der Chromosomenzahl gelang an 44 Embryonen.

Da die haploide Chromosomenzahl in allen Eiern vom XY-Typus 31 beträgt, ist als diploide Chromosomenzahl 62 zu erwarten; die

St. Cergues



Lägern

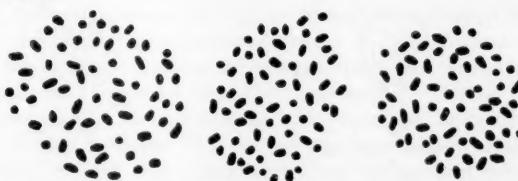


Abb. 5. Blastodermäquatorialplatten mit je 62 Chromosomen aus 9 Embryonen von Lokalformen mit dem XY-Typus. Vergr. 3320 ×

Beobachtungstatsachen entsprechen dem. Unter der Voraussetzung, daß bei der Automixis Abkömmlinge des Eikernes verschmelzen, müßten Tiere mit 2 Y und solche mit 2 X entstehen; die letzteren wären Männchen, die in Wirklichkeit aber fehlen. *Also kommen wir auch hier zum Schluß, daß wir in unseren Überlegungen einen Fehler gemacht haben müssen.*

c) Die Interpretation der Befunde

In kurzer Zusammenfassung gibt die Abb. 6 eine Erklärung der Befunde. Das Schema stellt für den XO- und den XY-Typus die Anaphasen I (a, a₁) und Anaphasen II (b, b₁) dar. Geht beim XO-Typus

das X in der ersten Reifeteilung nach außen (a), so erhält der weibliche Vorkern (b) 30 Autosomen, und bei der Automixis von Furchungskernen (d) müßten Tiere mit 60 Chromosomen resultieren. Solche Tiere aber gibt es nicht, die diploide Chromosomenzahl beträgt 61.

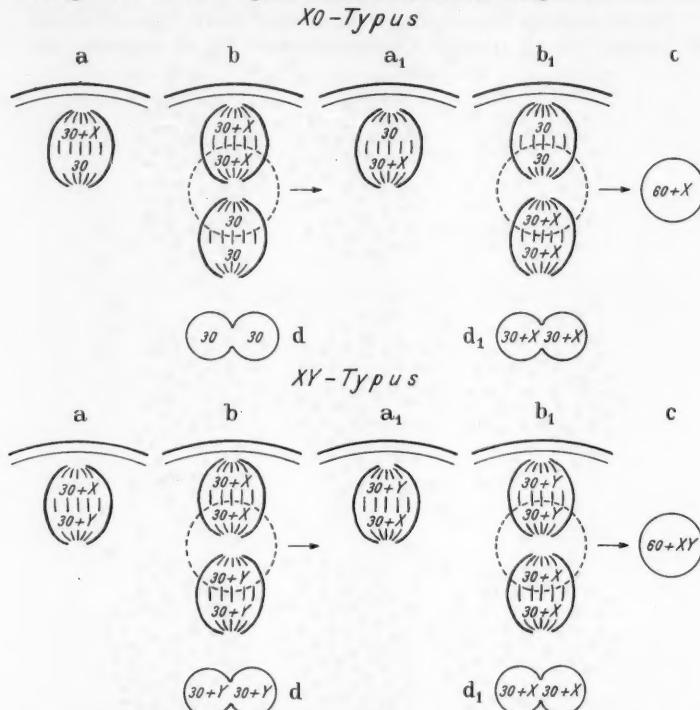


Abb. 6. Schema der ersten und zweiten Reifeteilung der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* mit dem *XO*- und *XY*-Typus. Erklärung im Text

Geht das X nach innen (a₁), so müßten bei der Automixis (d₁) Tiere mit $60 + 2X$ resultieren; das würden Männchen sein. Die fehlen aber, und außerdem ist die diploide Chromosomenzahl nicht 62!

Und beim *XY*-Typus müßten als Folge der Automixis von Furchungskernen (d, d₁) $60 + 2Y$ - und $60 + 2X$ -Tiere auftreten. Die diploide Chromosomenzahl beträgt zwar 62, im übrigen aber stimmen auch bei diesem Typus die Erwartungen nicht überein mit den tatsächlichen Befunden.

Zu Beginn der Furchung verschmilzt, wie wir gleich zeigen werden, der innere Deszendent des ersten Richtungskörpers mit dem zweiten

Richtungskörper zum sog. Richtungskopulationskern; im Schema (Abb. 6) ist er durch die gestrichelten Kreise dargestellt. Der Richtungskopulationskern hat beim XO-Typus $60 + X$ und beim XY-Typus $60 + XY$ Chromosomen (c).

Würde die Entwicklung nun bei der diploiden Parthenogenese von diesem Richtungskopulationskern und nicht vom Eikern ausgehen, so würden sowohl die zytologischen wie die experimentellen Ergebnisse verständlich, denn sowohl die XO- wie die XY-Tiere (c) sind Weibchen, und die diploide Chromosomenzahl muß in einem Fall 61 ($60 + X$), im anderen 62 ($60 + XY$) sein; und so ist es tatsächlich.

Unsere Annahme ist zwar bestechend einfach, doch auch schockant! Auf verschiedenen Wegen kann aber, wie in den nächsten Kapiteln gezeigt werden soll, die Richtigkeit der Hypothese bewiesen werden.

d) Die ersten Entwicklungsvorgänge im *Triquetrella*-Ei

a) Die erste Entwicklung im Ei der diploid parthenogenetischen Form

Die Telophase der zweiten Reifeteilung ist bereits geschildert (vgl. S. 42 und Tafelabb. 17, 18), und voreiligend ist erwähnt, daß der innere Deszendent des ersten Richtungskörpers mit dem zweiten Richtungskörper zum sog. Richtungskopulationskern verschmilzt. Wie das geschieht, ist nun im einzelnen zu schildern. Über die räumlichen Verhältnisse orientiert das Schema der Abb. 7. Dargestellt ist ein Sagittalschnitt durch das *Triquetrella*-Ei zur Zeit der ersten Furchungsteilung. Im sog. Richtungsplasma (R) liegt die Metaphase der ersten Furchungsteilung des Richtungskopulationskernes; in der Plasmaknospe der äußere Deszendent des ersten Richtungskörpers. Der weibliche Vorkern ist gegen die Längsachse des Eies „gewandert“. Durch die innere Metaphasenspindel ist ungefähr die Stelle markiert, an welcher im besamten Ei der weibliche Vorkern auf den Spermakern stößt und die Amphimixis und die erste Furchungsteilung durchgeführt werden.

Im parthenogenetischen Ei wandert der weibliche Vorkern gegen den Mikropylenpol des Eies, als ob er den Spermakern suchen und ihm entgegen würde, und er kommt auf Wegen, welche durch die punktierten Linien angegedeutet sind, schließlich irgendwo am vorderen Eipol im sog. Keimhautblastem (K) an. Der vordere Eipol ist in jungen Eiern immer an einer Plasmaverbreiterung des Keimhautblastems erkennbar, die unter der Mikropyle liegt. Dieses Plasma sei Mikropylenplasma (M) genannt.

Ob der Eikern aktiv wandert oder von einer Plasmastromung getragen wird, können wir nicht entscheiden; wir stellen nur fest, daß unter dem Mikropylenplasma eine Zone ist, in welcher die Dotterkugeln weniger dicht liegen und mehr Plasma vorhanden ist, als sonst zwischen

dem Dotter-Material. Diese Zone läuft gegen die Stelle zu aus, an welcher im besamten Ei die erste Furchungsteilung stattfindet (vgl. Abb. 7). Nie wird im parthenogenetischen Ei der Eikern in einer anderen Region des Keimhautblastems angetroffen, als in der durch Pfeilspitzen markierten.

Die Furchung des Eikerns und das Schicksal der Furchungskerne. Bevor die Prophasenstadien zur ersten Furchungsteilung beginnen, ist der weibliche Vorkern schon im Keimhautblastem angelangt. Die Abb. 8 vermittelt vielleicht eine konkrete Vorstellung von der Situation im Ei, obwohl der Eikern (am oberen Bildrand) nicht ganz in der optischen Ebene liegt und nur andeutungsweise zu erkennen ist. Die Spindelfasern der ersten Furchungsteilung sind in Bildung begriffen. Der Abstand zwischen dem weiblichen Vorkern und den Richtungskörpern ist nie kleiner als in dem gewählten Beispiel; Verwechslungen sind also ausgeschlossen.

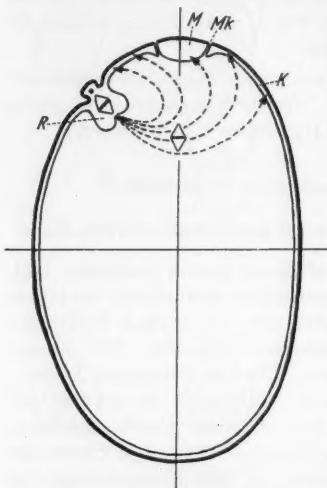


Abb. 7. Halbschematischer Sagittalschnitt durch das *Triguetella*-Ei zur Zeit der Metaphase der ersten Furchungsteilung. *M* Mikropyleplasma, *Mk* Mikropylenkanal, *K* Keimhautblastem, *R* Richtungssplasma.
Weitere Erklärung im Text

sich zu einer diploiden Metaphase. Vereinzelt ist aber selbst die dritte Furchungsteilung noch rein haploid, so daß dann in der Metaphase der vierten Furchungsteilung 8 haploide Furchungskerne in unmittelbarer Nachbarschaft im Keimhautblastem liegen. Bis zur 3. Furchungsteilung waren die Teilungen streng synchron; jetzt wird die Synchronie verlassen, was die Analyse erschwert; so können 6 haploide Furchungskerne vorhanden sein; die Abb. 9, Ic erklärt die Entstehung dieses Resultates.

Die automiktischen Vorgänge laufen nun so variabel ab, daß wir nur einige typische Fälle herausgreifen können. In der Metaphase der vierten Furchungsteilung (9, IIa) sind festgestellt: 2 haploide Kerne, 1 diploider und 1 triploider Kern; wie dieses Resultat entstanden sein

kann, deutet die Abbildung an. Oder es kann in der Metaphase der 4./5. Furchungsteilung (9, II b) vorhanden sein: 1 haploider, 1 diploider, 1 triploider und 1 tetraploider Kern; eine Möglichkeit der Entstehung gibt die Abbildung wieder. In der Metaphase der 5./6. Furchungsteilung (9, III a) finden wir z. B. 6 haploide, 6 diploide Kerne und 1 triploiden; oder (9, III b) 2 haploide und 3 diploide Kerne, 1 triploiden Kern, 2 tetraploide Kerne. Wir deuten in den Abb. 9, III a und b je eine Möglichkeit an, wie diese Resultate entstanden sein mögen.

Die Tafelabb. 19 und 20 geben eine haploide und eine diploide Metaphasenplatte der 4. Furchungsteilung; in 21 ist eine sog. Verschmelzungsspindele der 4. Furchungsteilung wiedergegeben.

Es ist kaum vorstellbar, wie aus einem solchen Mischmasch von verschiedenploiden Kernen ein normales Tier entstehen könnte. Tatsächlich stellen wir auch fest, daß die Mitosen und die Kernverschmelzungen immer unregelmäßiger werden. Die Tafelabb. 22 zeigt für ein späteres Entwicklungsstadium unregelmäßige Spindelassoziationen, und in 23 ist eine polyploide Spindel mit „zerbrockelten“ Chromosomen und merkwürdigen Centrosomen wiedergegeben.

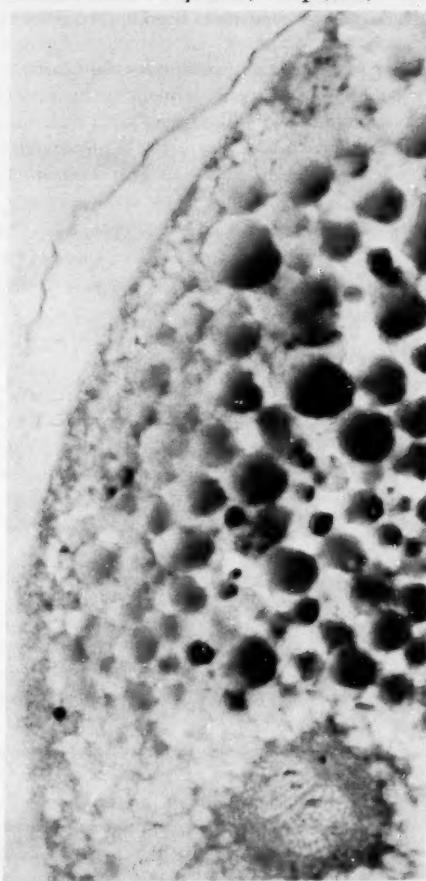


Abb. 8. Prophase der ersten Furchungsteilung, Übersichtsbild. Am oberen Bildrand im Keimhautblastem andeutungswise die Prophase des Eikernes zu erkennen. Außen ein Stück der Eischale. Unten rechts die beiden Richtungskörper, welche den Richtungskopulationskern ergeben, ebenfalls in Prophase zur ersten Furchungsteilung. Lokalform von Ziegelbrücke. Vergr. 1000 ×

Je älter die Entwicklung wird, um so höher wird die Polyploidisierung, die Chromosomen beginnen außerdem zu verkleben und die Mitosen bleiben auf irgendeinem Stadium, zumeist auf dem Metaphasenstadium,

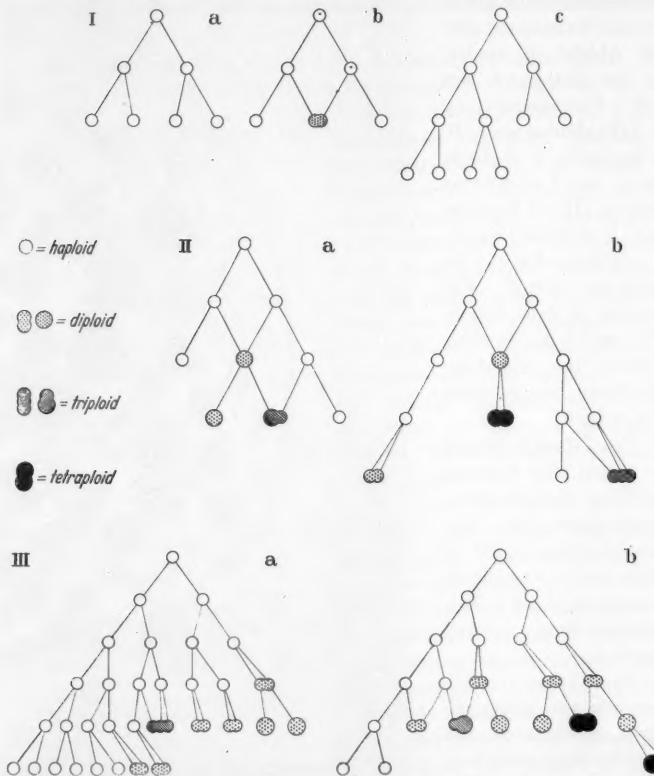


Abb. 9. Schema der Furchung des Eikernes und der automiktischen Vorgänge. Die Kreise stellen Metaphasenplatten dar: Ia und b Entwicklung bis Metaphase der 3. Furchungsteilung, c bis 3./4. Furchungsteilung; IIa bis 3./4. Furchungsteilung, IIb bis 4./5. Teilung; IIIa und IIIb bis 5./6. Furchungsteilung

stecken. Die Abb. 10 gibt in a eine Äquatorialplatte aus dem Vorblastoderm der Lokalform von St. Cergues, die etwa achtplloid ist. Die Abb. 10 b stammt von einem Furchungskern der Lokalform von Dotzigen; es sind etwa 210 zum Teil verklebte Chromosomen vorhanden.

Es war für die Untersuchung von unschätzbarem Wert, daß der Eikern ausnahmslos ganz an die Eiperipherie hinauswandert und seine

Deszendenten im Keimhautblastem liegen bleiben. Das trifft jedenfalls für die Lokalformen zu, die wir genauer prüften (Lägern, Ziegelbrücke). Die erste Furchungsteilung im Richtungskopulationskern dagegen vollzieht sich im Eiinnern, wie gleich zu zeigen ist. So können wir beide Materialien reinlich trennen. Im Blastodermstadium konnten wir das vom Eikern stammende Material nicht mehr sicher nachweisen. Zwar findet man im Blastoïderm an einem Eipol gelegentlich noch pyknotische Riesenkerne, anomale, hochpolyploide Mitosen und Kernverschmelzungen; da aber das Mikropylenplasma und das Richtungsplasma nicht

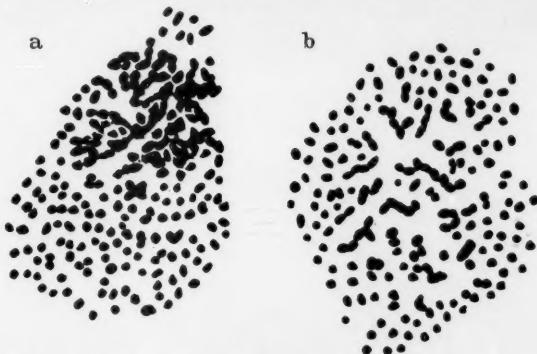


Abb. 10 a u. b. Polyploide Chromosomenplatten aus dem Vorblastoderm. a von St. Cergues, mit etwa 245, b von Dotzigen mit etwa 210 zum Teil verklebten Chromosomen.
Vergr. 3320 ×

mehr existieren und wir damit die Orientierung am Ei verloren haben, können wir über die Herkunft dieses Materials nur sagen, daß es sich sehr wahrscheinlich um letzte Reste der Abkömmlinge des Eikernes handelt.

Der Richtungskopulationskern (R.K.K.) und sein Schicksal. Der äußere Deszendent des ersten Richtungskörpers kommt, wie erwähnt, in eine „Knospe“ strukturlosen Plasmas zu liegen (Abb. 11a) und degeneriert früher oder später. Meist kommt die Metaphase der ersten Furchungsteilung noch zur Stande; regelrechte Anaphasen sahen wir nie.

Der innere Deszendent des ersten Richtungskörpers und der zweite Richtungskörper bleiben im Richtungsplasma in unmittelbarer Nachbarschaft liegen und wachsen heran (Abb. 11a). Dabei wird das Eliminationschromatin, das ursprünglich zwischen ihnen lag (vgl. Tafelabb. 17, 18), weggepreßt; es liegt in Abb. 11a über und unter den beiden Richtungskörpern und ist in Abb. 11b zu einem Klumpen zusammengeballt. In den Kernen von Abb. 11b tauchen bereits die Chromosomen auf. Es handelt sich also um eine frühe Prophase.

Die Abb. 12a und b geben zwei spätere Prophasen der ersten Furchungsteilung; in a sind die Spindelfasern im Entstehen begriffen, die Chromosomen sind in den beiden noch getrennten Kernräumen zerstreut; in b stellen sie sich in die Äquatorialebene ein. An den Spindelpolen sind Eliminationsbrocken, zum Teil mit Plasmahöfen, wie sie die

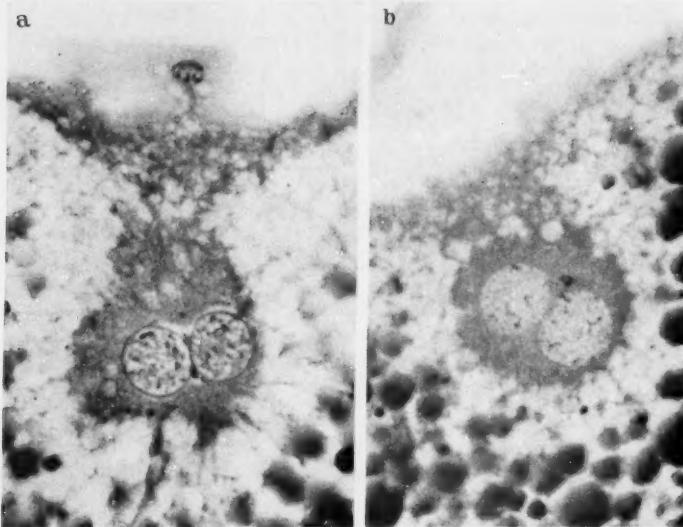


Abb. 11a u. b. Frühe Prophasen der ersten Furchungsteilung in den beiden Richtungskörpern, welche den Richtungskopulationskern (R.K.K.) ergeben. In a ist außerdem noch der äußere Descendent des ersten Richtungskörpers getroffen. In b tauchen bereits die Chromosomen auf; links oben ein kleines Stück Eischale. Lokalform von Ziegelbrücke.
Vergr. 1000 ×

Centrosomen haben. Wir können diese Gebilde deshalb Pseudocentrosomen nennen. Ob sie bei der Mechanik der Mitose eine aktive Rolle spielen oder nur passiv an die Spindelpole verlagert werden, wissen wir nicht.

Die beiden Richtungskörper, welche den R.K.K. ergeben, bleiben scharf getrennt bis in die Metaphase der ersten Furchungsteilung hinein. Selbst wenn die Kernmembranen aufgelöst sind, liegen eine zeitlang noch 2 getrennte Spindeln vor (Abb. 13a), oder, wenn wir Polansichten haben, 2 nur in Berührung stehende haploide Äquatorialplatten. Schließlich aber entsteht eine mehr oder minder einheitliche Spindel. R.K.K. und Eikern teilen sich synchron. Abb. 13 zeigt in a den R.K.K., in b, aus dem gleichen Ei, die Metaphase der ersten Furchungsteilung im Eikern.

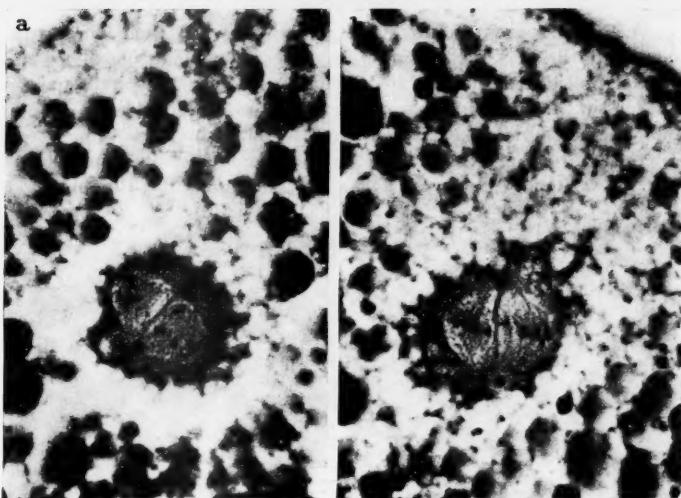


Abb. 12a u. b. Pro-Metaphase der ersten Furchungsteilung. Beide Richtungskörper, welche den R.K.K. ergeben, noch reinlich getrennt. Sie liegen im Richtungsplasma. In den Kernräumen die Spindelfasern in Bildung. Das Eliminationschromatin bildet je zwei „Pseudocentrosomen“. Der erste Richtungskörper nicht getroffen. Links bzw. rechts oben die Eiperipherie. Lokalform von Ziegelbrücke. Vergr. 1000 x

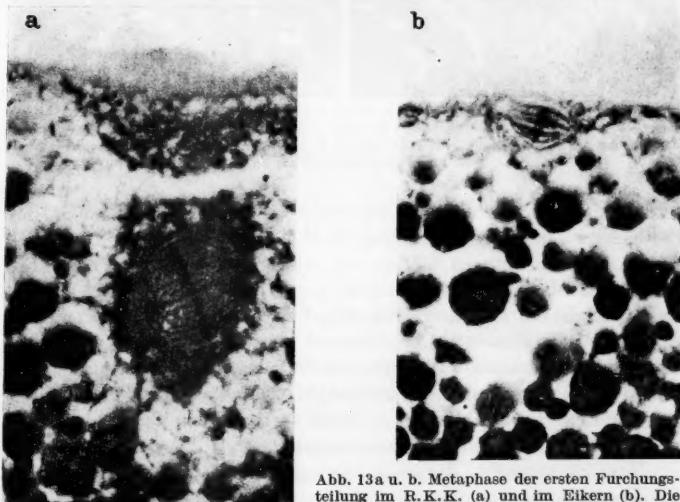


Abb. 13a u. b. Metaphase der ersten Furchungs teilung im R.K.K. (a) und im Eikern (b). Die Spindeln der beiden Richtungskörper, die den R.K.K. ergeben, noch nicht verschmolzen. Sie liegen im Richtungsplasma. Der erste Richtungskörper ist nicht getroffen. Lokalform von Ziegelbrücke. Vergr. 1000 x

Auch in der zweiten Furchungsteilung haben wir noch Synchronie, obwohl die beiden Tochterkerne des Eikernes haploid, diejenigen des R.K.K. diploid sind; die Abb. 14 zeigt aber, daß kleine Phasendifferenzen vorhanden sein können; so kann der eine Tochterkern des R.K.K. in Metaphase (Abb. 14a), der andere (Abb. 14b) in Anaphase sein.

Noch in den Metaphasen der zweiten Furchungsteilung und selbst noch in späteren Teilungen ist aus der Anordnung der Chromosomen

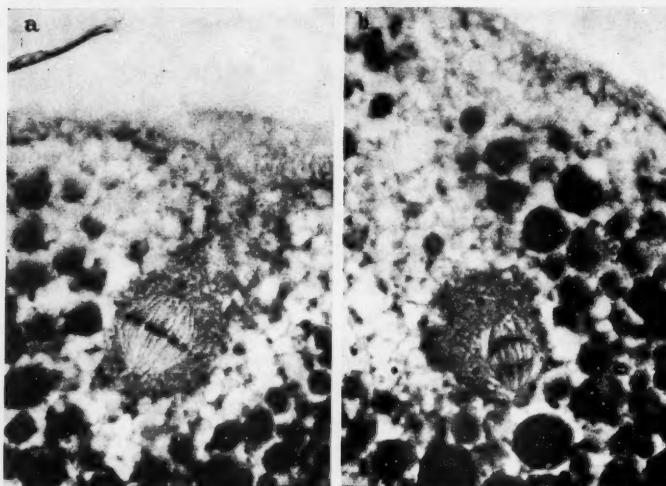


Abb. 14a u. b. Metaphasen der zweiten Furchungsteilung im R.K.K. Der eine Tochterkern (a) in Metaphase, der andere (b) in Anaphase. In a die Plasmaknospe getroffen, in welcher der erste Richtungskörper liegt; der R.K. selbst liegt nicht in der optischen Ebene. Lokalform Ziegelbrücke. Vergr. 1000 ×

in den Äquatorialplatten der Deszendenten des R.K.K. erkennbar, daß der letztere aus der Verschmelzung von 2 Kernen hervorgeht: Die beiden Chromosomengarnituren bleiben oft einigermassen getrennt (Abb. 15d und e); die Mixis ist also noch nicht ganz vollzogen. Abb. 15d stammt aus einem Ei der Lokalform von Ziegelbrücke, die den XO-Typus hat; es sind im R.K.K. also 61 Chromosomen zu erwarten (vgl. Abb. 6, S. 54), und soviel sind auch vorhanden. Abb. 15e ist einer Form mit dem XY-Typus entnommen (Niederweningen, Zürich); in Übereinstimmung mit der Erwartung zählen wir in dieser Platte und in analogen anderen Platten beim XY-Typus 62 Chromosomen.

Man ist versucht, die geschilderten Befunde der Gonomerie bei amphimiktischer Fortpflanzung gleich zu setzen, wobei bei der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* die Gonomerie auch auf dem Ruhekern-

stadium der Deszendenten des R.K.K. in Erscheinung treten kann; die Kerne sind oft nierenförmig, fast hantelförmig.

Die Mixis kann aber auch schon in der Metaphase der ersten Furchungsteilung des R.K.K. restlos vollzogen sein. Abb. 15 gibt in a und b 2 Äquatorialplatten des R.K.K. je mit 61 Chromosomen; sie stammen aus 2 Eiern eines Lägern-Freilandweibchens, das also dem XO-Typus angehörte. Der XY-Typus ist, wie erwähnt, auf der Lägern

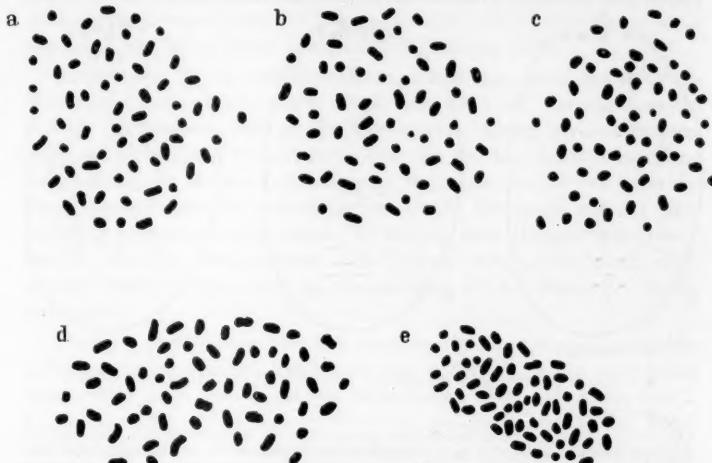


Abb. 15 a—e. Äquatorialplatten der ersten (a—c) und zweiten (d, e) Furchungsteilung des R.K.K. a und b Lägernform vom XO-Typus mit je 61 Chromosomen; c Lägernform vom XY-Typus mit 62 Chromosomen; d Lokalform von Ziegelbrücke mit 61 Chromosomen; e Lokalform von Niederweningen mit 62 Chromosomen. Vergr. 3320 ×

vorherrschend; demgemäß zählen wir in den Äquatorialplatten der ersten Furchungsteilung des R.K.K. der Lägernform in der Regel 62 Chromosomen (Abb. 15 c).

Zwischen der Furchung des R.K.K. und der des Eikernes besteht ein fundamentaler Unterschied. In der Furchung des Eikernes vollziehen sich die geschilderten, destruktiven Vorgänge der wiederholten Automixis; die Gesamtzahl der Kerne bleibt deshalb klein (vgl. Abb. 16). In der 5./6. Furchungsteilung (Abb. 16 c) sind beispielsweise nur 6 Deszendenten des Eikernes vorhanden.

Die Furchung des R.K.K. dagegen verläuft normal; automiktische Vorgänge fehlen ganz, abgesehen natürlich von dem einen Schritt der Automixis der Richtungskörper, aus dem der diploide R.K.K. hervorgegangen ist. Die Zahl der Kerne steigt also rasch an.

Da die Teilungen, wenigstens annähernd, synchron verlaufen, haben wir häufig die Zahlenreihe 2, 4, 8, 16, 32 usw. Wie diese Kerne das Eiinnere bevölkern, soll an 3 halbschematischen Abbildungen (Abb. 16) gezeigt werden. Wir denken uns die Descendenden des R.K.K. (○) in die Sagittalebene projiziert und deuten die Lage der Furchungskerne, welche aus dem Eikern hervorgingen (●), an. In der Wahl unserer Beispiele halten wir uns an konkrete Fälle, in welchen beiderlei Kernmaterialien deutlich getrennt sind, was natürlich nicht immer so ist.

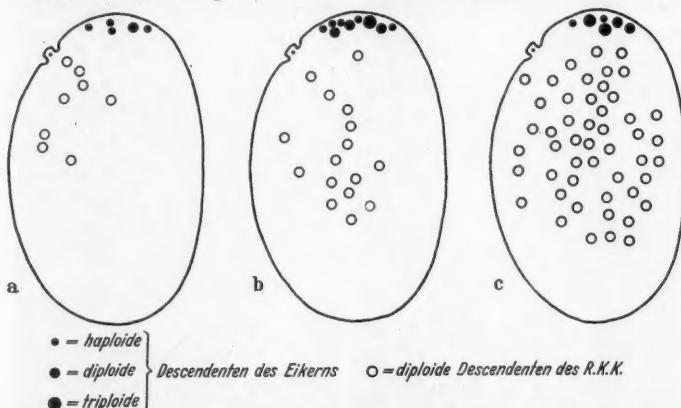


Abb. 16 a—c. Furchung im diploid parthenogenetischen Ei. Halbschematisch. Die ungefähre Lage der Furchungskerne ist in die Sagittalebene projiziert. In der Plasmaknospe links oben der erste Richtungskörper, die Lage des Richtungsplasmas markierend. a Resultat der 3., b der 4., c der 5./6. Furchungsteilung

Die Abb. 16a gibt die ungefähre Anordnung der R.K.K. auf dem 8-Kernstadium; an Descendenden des Eikernes sind 4 haploide Kerne und 1 diploider Kern vorhanden. Abb. 16b stellt das Resultat der vierten Furchungsteilung dar; es sind 16 Descendenden des R.K.K. vorhanden, und an Eikernen 5 haploide, 3 diploide Kerne und 1 triploider Kern. Abb. 16c zeigt das Ergebnis der 5./6. Furchungsteilung; es sind etwa 50 R.K.K. und nur 6 Descendenden des Eikernes vorhanden, 2 davon sind haploid, 2 diploid und 2 triploid. Für den nächsten Teilungsschritt sind in einem konkreten Fall festgestellt: 105 Descendenden des R.K.K. im Dotter, darunter 17 diploide Metaphasen, 82 zweifellos auch diploide Prophasen und einige Ruhekerne, und im Keimhautblastem am vorderen Eipol liegen 8 Descendenden des Eikernes, davon 3 Ruhekerne, über deren Chromosomenzahl nichts ausgesagt werden kann, 1 haploide Platte und 4 hochpolyploide Metaphasen mit Chromosomenverklebungen.

Wir haben die Entwicklung im diploid parthenogenetischen Ei von *Triquetrella* bis zur 7./8. Furchungsteilung systematisch untersucht, die

späteren Stadien bis zum fertigen Blastoderm mehr stichprobenweise. Wenn die Blastodermbildung einsetzt, rücken die zwischen den Dotterkugeln liegenden Kerne sukzessive ins Keimhautblastem hinaus und vermehren sich da. Zunächst ist das Keimhautblastem nur spärlich bevölkert, und zwar geschieht das Einwandern von Kernen im wesentlichen auf der ganzen Eioberfläche gleichzeitig. Die Blastodermbildung setzt also nicht etwa am vorderen Eipol ein und schreitet von da gegen den hinteren Eipol. So müßte es sein, wenn das Blastoderm von diploid gebliebenen Descendentalen des Eikerns gebildet würde; aber davon kann gar keine Rede sein, schon aus zeitlichen Gründen nicht.

Es ist nicht leicht, eine Zeittabelle aufzustellen, denn das Entwicklungstempo variiert sehr stark. Daß Außenfaktoren, vor allem natürlich die Temperatur, eine große Rolle spielen, wissen wir seit langem. Aber Außenfaktoren reichen nicht aus, um die beobachtete Streuung zu erklären. Es müssen Innenfaktoren vorliegen, die bei den verschiedenen Lokalformen in verschiedenem Grade hemmend auf die Entwicklung im parthenogenetischen Ei wirken, oder Hemmungsfaktoren, welche von den verschiedenen Lokalformen verschieden leicht überwunden werden. Das wird am deutlichsten in der Phase der Reifeteilungen.

Die erste Reifeteilung läuft fast bei allen diploid parthenogenetischen Lokalformen im gleichen Tempo ab wie in den Eiern der bisexuellen Rasse, etwa nach dem folgenden Zeitschema: 0—30 min Metaphase I, 30—45 min Elimination, 45 min bis 2 Std Anaphasenstadien der ersten Reifeteilung, 2—3 Std Interkinesestadien, 3— $3\frac{1}{4}$ Std Metaphase II. Auch die zweite Reifeteilung läuft meist im Normaltempo ab: $3\frac{1}{4}$ bis $3\frac{1}{2}$ Anaphase II, $3\frac{1}{2}$ —4 Telophase II, 4—5 Std Vorkernbildung.

Das ist aber nicht bei allen Lokalformen so. Es kann eine Retardierung im Ablauf der Reifeteilung erfolgen; diese kann schon während der ersten Reifeteilung eintreten, vor allem aber findet auf dem Metaphasenstadium der zweiten Reifeteilung, merkwürdigerweise, ein totaler Stop der Entwicklung statt. Der kann einige Stunden dauern, dann kommt die Entwicklung wieder in Gang und scheint einigermaßen im Normaltempo weiterzuschreiten. Diese Retardierungen wurden an Lokalformen festgestellt, die auch sonst bei der parthenogenetischen Vermehrung Schwierigkeiten haben (vgl. Kap. I), so bei Ziegelbrücke und Birrwil. Das ist sicher kein Zufall!

Die folgende Tabelle 5 orientiert über das Entwicklungstempo. Nach der 9. oder 10. Furchungsteilung beginnt schätzungsweise das Hineinrücken der Furchungskerne ins Keimhautblastem. Unsere zeitlichen Fixierungen sind für diese Phasen der Entwicklung nicht genau genug; die Vorblastodermbildung beginnt etwa bei 20 Std alten Eiern und

dauert längere Zeit. Erst bei etwa 26—28 Std alten Eiern ist die Blastodermbildung in der Regel in vollem Gang.

Kernzählungen ergaben für ein frühes Vorblastodermstadium ungefähr 200 Kerne im Keimhautblastem und ungefähr ebenso viele noch im Dotter; im späten Vorblastoderm zählten wir außen zwischen 600—800, innen noch 100—200. Ein so großes Kernmaterial kann aber nicht im Verborgenen entstehen; seine Entstehung aus diploid gebliebenen und

in den Dotter eingesunkenen Deszendenten des Eikernes ist, wie nun gezeigt sein dürfte, schon aus zeitlichen Gründen undenkbar.

Unsere Ergebnisse können in wenige Sätze zusammengefaßt werden:

Die Triquetrella hat auf genial einfache Weise den Weg von der Bisexualität zur diploiden Parthenogenese gefunden. Der ganze Konjugations-, Reduktions- und Geschlechtschromosomen-Mechanismus bleibt unverändert, nur wird die

Tabelle 5. *Entwicklungszeiten*
Vergleich zwischen den Lokalformen von Lägern und Ziegelbrücke. RT = Reifeteilung; FT = Furcungsteilung.

Entwicklungsstadien	Alter der Eier in Stunden	
	Lägern	Ziegel- brücke
Telophase II. RT-Vorkerne .	4—5	bis 6
Prophase-Metaphase I. FT .	5—6	" 7
Metaphase-Telophase I. FT .	5—6 $\frac{1}{2}$	" 7 $\frac{1}{2}$
Prophase II. FT .	5 $\frac{1}{2}$ —6 $\frac{1}{2}$	" 7 $\frac{3}{4}$
Metaphase-Telophase II. FT .	6 $\frac{1}{2}$ —7 $\frac{1}{2}$	" 9
Prophase-Metaphase III. FT .	7—8	" 10
III. FT	bis 10	
III.—IV. FT	" 11	
IV.—V. FT	" 13	
V.—VI. FT	" 14	
VI.—VII. FT	" 15	
VII.—VIII. FT	" 16	
Vorblastoderm	etwa 22	
Blastoderm	etwa 28	
	—30	

Amphimixis durch Automixis ersetzt, und zwar durch Automixis zweier Richtungskörper; denn der Embryo wird im Normalfall vom Verschmelzungsprodukt zweier Richtungskörper, dem R.K.K., und nicht vom Eikern aus gebildet.

Es bleiben einige Fragen: Warum reüssiert der R.K.K., und warum gehen die Deszendenten des Eikernes zugrunde? Ferner: Wie ist die Entstehung der seltenen Männchen und noch selteneren Gynandern bei parthenogenetischer Entwicklung zu erklären (vgl. S. 40)?

In den folgenden Kapiteln stellen wir Beobachtungen zusammen, welche die gestellten Fragen beantworten und zudem neue Lichter werfen auf den Übergang von der bisexuellen zur diploid parthenogenetischen Vermehrung und von dieser zur tetraploiden Parthenogenese.

β) Die erste Entwicklung im besamten Ei der diploid parthenogenetischen Form. Erklärung für das Auftreten von sexuellen Mosaiktieren und von Ausnahmemannchen bei reiner Parthenogenese

Die Kreuzungsresultate sollen in einer späteren Studie zusammengestellt werden. Hier nehmen wir nur einige zytologische und entwick-

lungsgeschichtliche Befunde, die wir für unsere Überlegungen brauchen, vorweg.

Daß in der F_1 der Kreuzung parthenogenetischer Weibchen mit Männchen der bisexuellen Rasse beide Geschlechter auftreten, also bestimmt eine Amphimixis erfolgt sein muß, ist schon seit langem bekannt (SEILER 1938). Die Schlußfolgerungen dieser Arbeit mögen interessieren:

„Aus der Tatsache, daß aus der Kreuzung der diploid parthenogenetischen Lägernweibchen mit Männchen der bisexuellen Rasse in F_1 Weibchen und Männchen hervorgehen, ist zu schließen, daß die diploid parthenogenetische *Triquetrella* die Autosomen-Geschlechtschromosomen-Konstitution hat, mit der gerechnet wurde (vgl. Einleitung), d.h. also $2A + X$ bzw. $2A + XY$.“

„Diese Schlußfolgerung ist aber so lange nicht zwingend, als die Erklärung dafür fehlt, warum in F_1 der Lägernkreuzung das Zahlenverhältnis der Geschlechter nicht 1:1 ist. Da bei der diploid parthenogenetischen Rasse eine Chromosomenreduktion durchgeführt wird, müßte außerdem noch gezeigt werden, wie diese Rasse die $2A + X$ -Konstitution beibehalten kann. Untersuchungen, welche diese Fragen zu lösen versuchen, sind im Gange“ (loc. cit. S. 412).

Heute erst nähern wir uns dem vor langen Jahren gesteckten Ziel. Wir wissen, daß die diploid parthenogenetische Rasse tatsächlich digamatisch ist, den XO- oder den XY-Typus der Geschlechtschromosomen besitzt, wissen auch, wie die Digamie beibehalten wird trotz der Chromosomenreduktion und versuchen jetzt, die Frage der Geschlechtsvererbung zu lösen.

Mit 2 Tatsachenkomplexen haben wir zu tun, die sich zu widersprechen scheinen. Für den XO-Typus der diploid parthenogenetischen Form wissen wir, daß das X annähernd zufällig verteilt wird (vgl. Tabelle 4, S. 47); das Sexualverhältnis sollte also annähernd normal sein; in Wirklichkeit aber ist es in der Regel stark zugunsten der Weibchen verschoben.

Inzwischen hat es sich nun aber herausgestellt, daß das Sexualverhältnis in F_1 abhängt von der Wahl der parthenogenetischen Lokalform. Die meisten diploid parthenogenetischen Lokalformen ergeben, gekreuzt mit Männchen der bisexuellen Rasse, in F_1 zwar tatsächlich einen starken Überschuß an Weibchen; es gibt aber auch Lokalformen, die in F_1 ein normales Sexualverhältnis oder gar einen Überschuß an Männchen haben.

Wir wählen nun als Testobjekte 2 Formen vom XO-Typus, welche sich extrem verhalten; das sind die Lokalformen von Erlach und von Dotzigen.

Erlach part. ♀ × ♂. Wir bestimmten das primäre Sexualverhältnis der eben aus der Eischale schlüpfenden Räupchen. In Tabelle 6, 1—6, sind die Resultate aus 6 Gelegen zusammengestellt. Es treten Weibchen und Männchen auf, und zwar im Durchschnitt etwas mehr Männchen als Weibchen. Jetzt erinnern wir uns daran, daß wir nach der Verteilung des X in der Reduktionsteilung einen kleinen Überschuß an Männchen

zu erwarten haben (vgl. Tabelle 4, S. 47); die genauen Zahlen betragen 1:1,2; für Erlach beträgt das Verhältnis 1:1,12.

Wir schließen aus unseren Befunden, daß die Lokalform von Erlach offenbar ganz auf Amphimixis umschalten kann.

Zwei Möglichkeiten zur Kontrolle bestehen. Wenn unser Schluß richtig ist, dann muß die diploide Chromosomenzahl der F_1 -Tiere 61 ($= \text{♀}$) und 62 ($= \text{♂}$) betragen, während sie bei parthenogenetischer Entwicklung 61 beträgt (vgl. S. 48). Wir zählten die Chromosomen auch hier auf dem Blasto-dermstadium und fanden, wie erwartet, entweder 61 oder 62 Chromosomen. Die Abb. 17 gibt aus 6 verschiedenen Embryonen in a—c 3 Äquatorialplatten mit 61, in d—f 3 Platten mit 62 Chromosomen. Bei 51 Embryonen glückte die einwandfreie Feststellung der Chromosomenzahl; 24 Embryonen hatten 61 Chromosomen, waren also Weibchen, 27 hatten 62 Chromosomen und

Tabelle 6. Sexualverhältnis der frisch geschlüpften F_1 -Räupchen aus der Kreuzung Erlach *parth.* $\text{♀} \times \text{♂}$ (1—6) und Dotzigen *parth.* $\text{♀} \times \text{♂}$ (7—9)

Nr. des Geleges	Zahl der Räupchen	Verluste oder unsicher	Räupchen ohne H. O. $= \text{♀}$	Räupchen mit H. O. $= \text{♂}$
1	105	3	41	61
2	80	—	29	51
3	99	5	37	57
4	65	4	26	35
5	46	—	13	33
6	76	5	37	34
Σ	471	17	183	271
			Verhältnis 1:1,5	
7	87	1	53	33
8	47	5	23	19
9	89	4	65	20
Σ	223	10	141	72
			Verhältnis 1:0,5	

waren somit Männchen; das ist ein Verhältnis $\text{♀}:\text{♂} = 1:1,13$, was gut mit der Erwartung übereinstimmt.

Die zweite Kontrolle: Wir prüften die erste Entwicklung im besamten parthenogenetischen Ei. Es stand ein zur richtigen Zeit fixiertes Gelege eines begatteten Weibchens der Lokalform von Erlach zur Verfügung. Von den 105 Eiern dieses Geleges waren 103 besamt, was leicht feststellbar ist, denn die Eier werden fast ausnahmslos polysperm besamt. Überzählige Spermien bilden zur Zeit der ersten Furchungsteilung eine Teilungsspinde, und die Chromosomen stellen sich normal in die Äquatorialebene ein. Über die Metaphase der ersten Furchungsteilung kamen die überzähligen Spermatozoen in unserem Material aber nicht hinaus. PARDI (1950) hat das besamte tetraploid parthenogenetische Ei untersucht und gezeigt, daß die überzähligen Spermatozoen normale Metaphasenspindeln bilden; in seinem Fall aber kam es wenigstens zu Versuchen, die Anaphase durchzuführen, vereinzelt glückte das sogar (loc. cit. S. 126 u. f.).

Die Chromosomenzahl kann in den Metaphasen dieser überzähligen Spermien leicht festgestellt werden; sie beträgt bei unserem Objekt ausnahmslos 31.

Zwei Eier dieses Geleges waren unbesamt. Diese entwickelten sich so, wie das für parthenogenetische Eier typisch ist (vgl. das vorige

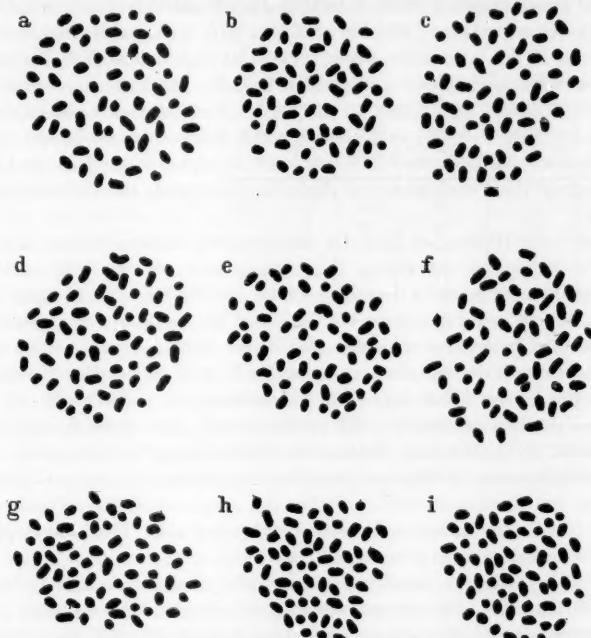


Abb. 17 a—i. Blastodermäquatorialplatten im besamten diploid parthenogenetischen Ei aus 9 verschiedenen Embryonen. a—f Erlach parth. ♀ × ♂; a b c mit 61, d e f mit 62 Chromosomen. g—i Dotzigen parth. ♀ × ♂; g h mit 61, i mit 62 Chromosomen. Vergr. 3320 ×

Kapitel). Es wird also ein diploider R.K.K. gebildet, der in dem einen unbesamten Ei die erste Furchungsteilung hinter sich hatte. Der Eikern war ins Keimhautblastem der Eiperipherie hinaus gewandert und befand sich in der Anaphase der ersten Furchungsteilung; die Chromosomenzahl ließ sich eindeutig feststellen; sie ist haploid.

Das zweite unbesamte Ei war in der Entwicklung etwas weiter. Im R.K.K. war die Prophase der zweiten Furchungsteilung gebildet, und in beiden Tochterkernen ließ sich die Chromosomenzahl feststellen; sie ist diploid. Auch die beiden Deszendenten des Eikernes, im Keimhautblastem liegend, befanden sich in der Prophase zur zweiten Teilung;

daß sie haploid sind, ließ sich eindeutig zeigen; also alles wie im parthenogenetischen Ei.

Somit haben wir zu erwarten, daß in der F_1 vereinzelt Weibchen auftreten werden, die keine F_1 -Tiere sind, die sich vielmehr wie rein parthenogenetische Weibchen verhalten müssen. Solche Tiere treten, wie wir gleich zeigen werden, tatsächlich auch auf.

Alle besamten Eier (103) entwickelten sich im wesentlichen so, wie es für das Ei der bisexuellen Form typisch ist (vgl. das nächste Kapitel), d.h., es wird auch hier ein diploider R.K.K. gebildet; der weibliche Vorkern wandert aber nicht an die Eiperipherie hinaus, sondern trifft an der in Abb. 7 (S. 56) mit einer Spindel markierten Stelle auf einen Spermakern; beide Kerne bilden haploide Metaphasenspindeln, und erst jetzt erfolgt die Vereinigung zur diploiden Metaphase des Befruchtungskernes.

Rund die Hälfte der Eier des untersuchten Geleges befand sich in der Pro-Metaphase der ersten Furchungsteilung, der R.K.K. und der amphimiktische Kern in derselben Phase der Mitose. Die übrigen Eier befanden sich in der Anaphase bis Telophase der ersten Furchungsteilung oder in der Interphase zwischen der ersten und der zweiten Teilung. Während im Ei der bisexuellen Rasse der R.K.K. nicht über die Metaphase der ersten Furchungsteilung hinauskommt, teilt er sich im besamten parthenogenetischen Ei synchron mit dem Befruchtungskern.

Somit stehen also zu Beginn der Entwicklung 2 Kategorien von diploiden Kernen zur Wahl: automiktische und amphimiktische. Welche werden das Rennen machen? Sicher die amphimiktischen Furchungskerne, denn die Chromosomenzahl beträgt auf dem Blastoderm ja 61 und 62, annähernd im normalen Verhältnis.

Wie aber, wenn, vielleicht ausnahmsweise, auch automiktische Kerne zum Aufbau des Organismus beitragen würden? Dann müßten, wenn die Deszendenten des amphimiktischen Kernes die XX-Konstitution haben, sexuelle Mosaiktiere auftreten, denn die automiktischen Kerne haben immer die XO-Konstitution. Solche Mosaiktiere treten in der Kreuzung parth. ♀ × ♂ tatsächlich auf, wenn auch nur vereinzelt.

Wir zogen 2 Gelege aus der Kreuzung Erlach parth. ♀ × ♂ auf und erhielten die folgenden Resultate:

Kultur 32, 1954/55; 19 ♀:22 ♂:1 Gynander
— 34, — ; 11 ♀:15 ♂:1 —
Σ 30 ♀:37 ♂:2 Gynander

Alle Weibchen wurden in Klausur gehalten; 25 verweigerten die Ablage unbesamter Eier, die restlichen 5 legten alle Eier, wenn auch zögernd, was für die Lokalform von Erlach charakteristisch ist. Typisch ist für Erlach ferner, daß auch in Freilandgelegen meist ein Teil der

parthenogenetischen Eier in der Entwicklung stecken bleibt, ähnlich wie bei der Lokalform von Birrwil (vgl. Tabelle 2, S. 38). Die Tabelle 7 gibt die Schlüpfresulatate aus den Gelegen der 5 parthenogenetischen Weibchen. Der Prozentsatz an schlüpfenden Räupchen ist hier keineswegs geringer als der aus Freilandgelegten.

Das Sexualverhältnis der wirklichen F₁-Tiere beträgt somit für die beiden Aufzuchten 25 ♀:37 ♂ = 1:1,5. Wie zu erwarten war (vgl. Tabelle 6, S. 68), erhielten

wir also ein zugunsten der Männchen verschobenes Sexualverhältnis.

Die geringe Zahl an Gynandern deutet darauf hin, daß bei der Lokalform von Erlach nur relativ selten die Descendanten des R.K.K. herangezogen werden;

doch ist zu bedenken, daß wir, ohne genaue Prüfung, nur die größten Mosaiktiere ohne weiteres wahrnehmen. Außerdem fallen natürlich nur die Mosaiktiere auf, welche aus XO- und XX-Kernen aufgebaut sind. Es ist aber so viel wie sicher, daß es auch reine XO-Mosaik gibt, zusammengesetzt aus amphimiktischen und aus automiktischen Kernen. Äußerlich würden sich solche Tiere nicht unterscheiden von normalen Weibchen.

Dotzigen parth. ♀ × ♂ ist das andere Testobjekt vom XO-Typus, das herangezogen werden soll. Wir bestimmten das primäre Sexualverhältnis an frisch geschlüpften Räupchen dieser Kreuzung. Es standen 3 Gelege zur Verfügung (Tabelle 6, 7—9, S. 68). Wie die Tabelle zeigt, ergibt diese Kreuzung einen starken Überschuß an Weibchen; auf 2 Weibchen kommt nur ein Männchen.

Wir ziehen, um diesen Resultat verständlich zu machen, die Ergebnisse aus 3 Aufzuchten dieser Kreuzung heran:

Kultur 35, 1954/55 ergab	9 ♀: 3 ♂: 2 Gynander
— 36 a, — —	32 ♀: 14 ♂: 4 —
— 36 b, — —	44 ♀: 21 ♂: 4 —
	85 ♀: 38 ♂: 10 Gynander

Die Weibchen der beiden Kulturen 36a und 36b wurden in Klausur gehalten und geprüft. Von Kultur 36a verweigerten 10 Weibchen die Ablage unbesamter Eier, 22 Weibchen verhielten sich wie parthenogenetische Tiere, legten alle ihre Eier, und diese entwickelten sich, von wenigen Ausnahmen abgesehen, wie das für die Lokalform von Dotzigen typisch ist. Von den 44 Weibchen der Kultur 36b verweigerten 23 die

Tabelle 7. *Lokalform von Erlach* (Schlüpfresulatate)

Kultur Nr.	Gelege Nr.	Zahl der Eier	Zahl der geschlüpften Räupchen	Entwickelt, aber nicht geschlüpft	Nicht entwickelt
32	1	80	78	1	1
	2	95	47	17	31
	3	80	78	—	2
34	4	54	11	11	32
	5	85	80	4	1

Ablage unbesamter Eier, 21 Weibchen waren parthenogenetisch, legten alle Eier, und diese lieferten, wieder von relativ wenigen Ausnahmen abgesehen, schlüpfende Räupchen. Die beiden Kulturen 36a und b ergeben demnach: 43 parth. ♀: 33 F₁ ♀: 35 F₁ ♂: 8 Gynander. Der Überschuß an Weibchen röhrt also davon, daß 2 Kategorien von Weibchen vorhanden sind, wobei die parthenogenetischen Weibchen auch hier zweifellos keine F₁-Tiere sind. Es ist allerdings möglich und sogar wahrscheinlich, daß sie, jedenfalls zum Teil, aus besamten Eiern hervorgegangen sein könnten, in welchen sich die beiden Vorkerne gleichsam verpaßten.

Berücksichtigt man nur die wirklichen F₁-Tiere, so kommt man zur Feststellung, daß die Kreuzung Dotzigen parth. ♀ × ♂ ein normales Sexualverhältnis liefert, vielleicht mit einem kleinen Männchen-Überschuß. Das stimmt überein mit dem, was wir über die Verteilung des X in der Reduktionsteilung von der Lokalform von Dotzigen wissen (vgl. Tabelle 4, S. 47). Danach haben wir ein Sexualverhältnis ♀:♂ wie 1:1,2 zu erwarten.

Wir prüften auch für diese Kreuzung die diploide Chromosomenzahl auf dem Blastodermstadium; wie erwartet, stellten wir 2 Kategorien von Embryonen fest, solche mit 61 (= ♀) und solche mit 62 Chromosomen (= ♂). Die Abb. 17 gibt in g und h 2 Platten mit 61 und in i eine Platte mit 62 Chromosomen wieder. Die sichere Festlegung der Chromosomenzahl glückte bei 29 Embryonen; 16 hatten 61 und 13 Embryonen hatten 62 Chromosomen. Auch was das Sexualverhältnis anlangt, stimmen unsere Resultate also wenigstens relativ gut mit der Erwartung überein.

Wir griffen als Testobjekte 2 extreme Lokalformen mit dem XO-Typus heraus, Erlach und Dotzigen. Der XY-Typus eignet sich für Untersuchungen der geschilderten Art nicht. Was für die beiden herangezogenen Objekte festgestellt wurde, gilt aber zweifellos, wenigstens im Prinzip, auch für alle anderen.

Wie sich zeigte, muß man die zu erledigenden Fragen der Geschlechtsvererbung im Rahmen der Parthenogenese-Probleme zu lösen versuchen. So kommt man zu dem folgenden Ergebnis:

1. Da das unpaare X annähernd zufällig verteilt wird, resultiert bei Kreuzung solcher parthenogenetischer Lokalformen, welche der bisexuellen Vermehrung noch nahe stehen und noch fast ganz auf Amphimixis umschalten können (wie es z. B. Erlach kann), auch ein annähernd normales Sexualverhältnis.

2. Objekte dagegen, bei welchen die parthenogenetische Vermehrung fast ganz eingefahren ist (wie bei Dotzigen), ergeben bei Kreuzung zwar ein zugunsten der Weibchen verschobenes Sexualverhältnis, aber nur deshalb, weil ein Teil der Eier unbesamt bleibt und sich parthenogenetisch zu Weibchen entwickelt. Rechnet man diese parthenogeneti-

schen Weibchen ab, so ist auch hier das Sexualverhältnis annähernd normal, gemäß der Verteilung des X in der Reduktionsteilung.

3. Bei Kreuzung diploid parthenogenetischer Weibchen mit Männchen wird ersichtlich, daß die Deszendenten des R.K.K. mit denjenigen des Befruchtungskernes in Konkurrenz treten können. Geschieht das, so kommt es zur Bildung sexueller Mosaiktiere. Zwar ist das in dieser Arbeit mitgeteilte Beobachtungsmaterial über solche Mosaiktiere noch zu klein; es scheint aber, daß deren Zahl um so größer ist, je besser die parthenogenetische Vermehrung bei den Lokalformen, welche wir zur Kreuzung benützten, eingefahren ist; oder umgekehrt, die Zahl der Gynander ist um so kleiner, je näher eine Lokalform (Erlach z.B.) der bisexuellen Vermehrung noch steht.

4. In Verfolgung dieser Überlegungen wird das Auftreten vereinzelter Männchen bei rein parthenogenetischer Vermehrung (vgl. Tabelle 3, S. 40) verständlich. Die Herrschaft des automiktischen R.K.K. ist bei unserem Objekt auch bei rein parthenogenetischer Vermehrung noch nicht vollkommen; ausnahmsweise glückt es einem Deszendenten des Eikernes von der XX-Konstitution, zum Zuge zu kommen (vgl. Abb. 6, d₁, S. 54).

Entstehen die Ausnahmsmännchen, wie in Punkt 4 angenommen, so muß sich das prüfen lassen: Kreuzt man solche parthenogenetisch entstandenen Männchen mit bisexuellen Weibchen, so müssen sie sich wie normale Männchen verhalten, und es muß auch ein normales oder doch annähernd normales Sexualverhältnis resultieren. Dieses experimentum crucis haben wir mehrmals ausgeführt und stellten zunächst fest, daß die parthenogenetisch entstandenen Männchen sich bei der Kopulation genau so verhalten wie normale Männchen. Außerdem ist das Sexualverhältnis in F₁, wie erwartet, normal oder doch annähernd normal, wie die folgenden F₁-Resultate zeigen:

1946/47, Kultur 31, Bürglen	bisex. ♀ × parth. ♂ = 57 ♀: 52 ♂
1947/48, Kultur 44, —	— ♀ × — ♂ = 5 ♀: 10 ♂
1947/48, Kultur 45, Hasli-Holzegg	— ♀ × — ♂ = 47 ♀: 62 ♂
	<hr/> 109 ♀: 124 ♂

Die Richtigkeit unserer Annahme (Punkt 4) dürfte damit bewiesen sein.

γ) Die erste Entwicklung im Ei der bisexuellen *Triquetrella*.

Warum reüssiert im parthenogenetischen Ei der R.K.K., nicht aber im amphimiktischen Ei?

In der Telophase der zweiten Reifeteilung wandert der weibliche Vorkern gegen die Achse des Eies, der zweite Richtungskörper rückt nach außen, stößt an der Eliminationsmasse an (vgl. Tafelabb. 17, 18) und kommt in die unmittelbare Nachbarschaft des inneren Deszendenten des ersten Richtungskörpers (Abb. 18a). Der äußere Deszendent des

ersten Richtungskörpers liegt in einer kleinen Plasmaknospe an der Eiperipherie. Zunächst ist also alles so wie im parthenogenetischen Ei (vgl. Abb. 18a mit 11a, S. 60). Die Richtungskörper der Abb. 18a

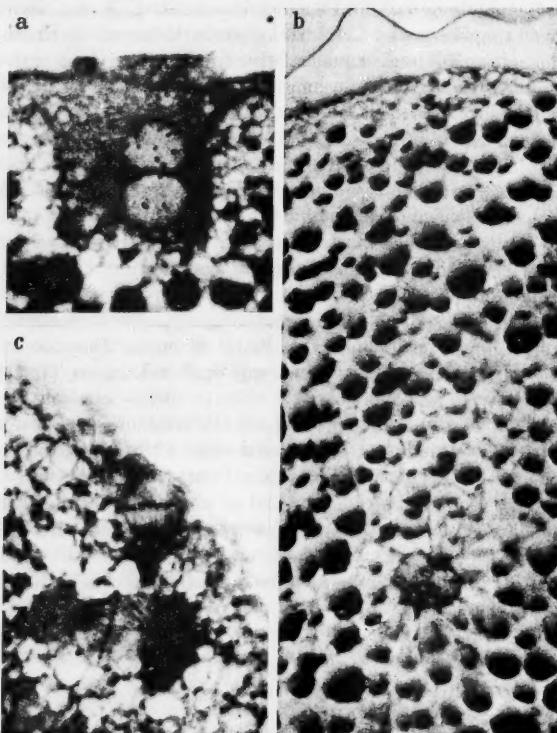


Abb. 18a—c. Entwicklung im Ei der bissexuellen Rasse der Lokalform von der Lägern. a Richtungsplasma, der erste Richtungskörper in einer Plasmavorwölbung an der Eiperipherie. Im Richtungsplasma der innere Deszendent des ersten Richtungskörpers und der zweite Richtungskörper. Das Eliminationschromatin zwischen beiden ist weggepreßt worden. Prophase der ersten Furchungsteilung. b will die Lage der Vorkerne (φ, δ) im Ei zeigen, oben Region des vorderen Eipoles mit Eischale. Frühe Prophase. c Metaphase der ersten Furchungsteilung, außen die haploide Spindel des ersten Richtungskörpers, innen die diploide des R.K.K. Vergr. 1000 \times

befinden sich in einer frühen Prophase der ersten Furchungsteilung; die Chromosomen sind bereits gebildet.

Der weibliche Vorkern trifft an der in Abb. 7 mit einer Spindel markierten Stelle auf einen Spermakern (Abb. 18b). Hierauf wachsen beide Kerne, Seite an Seite, heran. Sie befinden sich in Abb. 18b in

einer sehr frühen Prophase zur ersten Furchungsteilung. Später treten in jedem Vorkern die Spindelfasern auf, und die Chromosomen stellen sich in die Äquatorialebene ein. Erst jetzt werden die Kernmembranen aufgelöst, und beide Spindeln vereinigen sich zur einheitlichen Spindel des Befruchtungskernes.

In der Entwicklung halten die Richtungskörper vorerst Schritt mit den Vorkernen; wenn die Metaphase der ersten Furchungsteilung im Befruchtungskern gebildet ist, so sind auch die Richtungskörper in Metaphase. Die Abb. 18c zeigt außen die haploide Metaphase des äußeren ersten Richtungskörpers; der innere Deszendent ergibt in der Regel auch im amphimiktischen Ei mit dem zweiten Richtungskörper den diploiden R.K.K., dessen Metaphase die Abb. 18c zeigt.

Merkwürdigerweise ist allerdings das Verhalten der Richtungskörper bei den verschiedenen Lokalformen der bisexuellen *Triquetrella* etwas verschieden. Die interessanteste und auffälligste Variante stellt Abb. 19 für die bisexuelle Lokalform von Escholzmatt dar: Hier ergeben die beiden Tochterkerne des ersten Richtungskörpers einen Kopulationskern, wobei schon auf dem Metaphasenstadium die Chromosomen des äußeren Deszendenten des ersten Richtungskörpers degenerativ aussehen; auch kommt es nie zu einer einheitlichen Metaphasenspindel. Der zweite Richtungskörper bildet eine kleine haploide Metaphase innerhalb der Reste des Eliminationschromatins. Ältere Entwicklungsstadien für Escholzmatt haben wir nicht. Alle übrigen Lokalformen, welche wir prüften, haben einen R.K.K., entstanden aus der Verschmelzung des zweiten Richtungskörpers mit dem inneren Deszendenten des ersten.

Die Chromosomenzahlen von der Lägernform, von der wir im folgenden sprechen, bieten nichts Besonderes. In Abb. 20 gibt a eine Äquatorialplatte des äußeren ersten Richtungskörpers; sie hat 31 Chromosomen; b ist die Äquatorialplatte des R.K.K. mit 62 Chromosomen, c ist die Metaphase des Befruchtungskernes, ebenfalls mit 62 Chromosomen, und d ist eine Äquatorialplatte eines überzähligen Spermatozoons mit 31 Chromosomen; denn auch die bisexuelle *Triquetrella* besamt häufig polysperm: Die überzähligen Spermien bringen es bis zur Metaphase der ersten Furchungsteilung, kommen aber auch hier nicht über



Abb. 19. Richtungsplasma der bisexuellen Lokalform von Escholzmatt. Metaphase der ersten Furchungsteilung, außen andeutungsweise die Doppelspindeln der beiden ersten Richtungskörper erkennbar; innen die haploide Metaphase des zweiten Richtungskörpers.
Vergr. 1000 ×

dieses Stadium hinaus; sie sind in späteren Furchungsteilungen nicht mehr zu sehen, werden also wohl resorbiert.

Auch der R.K.K. kommt im amphimiktischen Ei nicht über die Metaphase der ersten Furchungsteilung hinaus; die Äquatorialplatte bleibt unverändert, während im Befruchtungskern die ersten beiden Furchungsteilungen ablaufen. Ältere Stadien besitzen wir nicht, wissen also nicht, was aus dem R.K.K. letzten Endes wird. Auch können wir

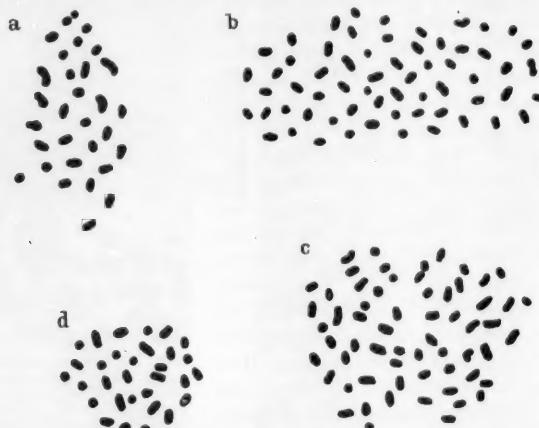


Abb. 20a—d. Äquatorialplatten der ersten Furchungsteilungen im Ei der bisexualen Lägerform. a Metaphase der ersten Furchungsteilung im ersten Richtungkörper mit 31 Chromosomen. b Metaphase der ersten Furchungsteilung des R.K.K. mit 62 Chromosomen aus einem Ei, dessen Befruchtungskern in der 2./3. Furchungsteilung sich befindet. c Metaphase der ersten Furchungsteilung des Befruchtungskernes mit 62 Chromosomen. d Überzähliges Spermatozoon in Metaphase mit 31 Chromosomen. Vergr. 3320 ×

den Zeitpunkt nicht genau angeben, in welchem über sein Schicksal entschieden wurde. Es sieht so aus, als ob das Urteil über ihn erst in dem Moment gefällt wird, in welchem die Kernmembranen in den Vorkernen aufgelöst werden und die Amphimixis vollzogen wird.

Außerlich betrachtet erfolgen die Automixis, die zum R.K.K. führt, und die Amphimixis der Vorkerne gleichzeitig. Eine Antwort auf die Frage: Warum wird im Ei der bisexualen Rasse trotzdem die Entwicklung immer nur im R.K.K. blockiert? wissen wir nicht. Die Wirkung, welche vom amphimiktischen Kern ausgeht, muß größer sein als diejenige, welche der R.K.K. ausübt.

Hier taucht ferner die bereits gestellte Frage wieder auf: *Warum reüssiert im parthenogenetischen Ei der R.K.K., und warum geht der Eikern (bzw. seine Abkömmlinge) zugrunde?* Die Antwort dürfte wohl die folgende sein:

Die Automixis ist ihrem Wesen nach ein Befruchtungsvorgang, wenn auch nur ein Surrogat einer Befruchtung. Daß das so ist, wurde vor allem an der parthenogenetischen *Solenobia lichenella* klar. Die Automixis erfolgt hier nach NARBEL (1950) schon in der Anaphase der ersten Reifeteilung. Wird nun die parthenogenetische *Lichenella* gekreuzt mit Männchen der bisexuellen Rasse, so glückt zwar die Begattung und die Eier werden auch besamt, aber eine Amphimixis erfolgt nie (SEILER und PUCHTA 1956, S. 211 u. f. und S. 242); das deswegen, weil die Automixis schon erfolgt und das Schicksal endgültig festgelegt ist, bevor der Spermakern zur Kopulation bereit ist.

Analog bei der diploid parthenogenetischen *Triquetrella*. Die Automixis kommt im Eikern zu spät! Dieser vertrödelt seine Chance während seiner Wanderung durch das Ei. Wenn er an der Peripherie ankommt, ist der R.K.K. bereits in der Metaphase der ersten Furchungsteilung, und die Automixis ist damit vollzogen.

Zwar teilt sich auch der Eikern noch und, post festum, laufen auch automiktische Vorgänge ab. Diese zeigen aber fast von Anfang an einen so variablen und so sehr abortiven Charakter, daß über den Untergang der Deszendenten des Eikernes wohl schon zur Zeit der Metaphase der ersten Furchungsteilung entschieden gewesen sein muß.

Es bleibt ein letzter Fragenkomplex: *Wie kommt es, daß im bisexuellen Ei die Weiterentwicklung des R.K.K. offenbar ausnahmslos abgestoppt wird, während im besamten parthenogenetischen Ei oft beide Kernkategorien, der amphimiktische Befruchtungskern und der automiktische R.K.K., sich weiterentwickeln, und dann sexuelle Mosaiktiere entstehen?* Immer erfolgen zum mindesten die ersten Furchungsteilungen im besamten parthenogenetischen Ei in beiden Kernkategorien, während das im bisexuellen Ei nicht geschieht, obwohl in beiden Eisorten das Metaphasenstadium der ersten Furchungsteilung im R.K.K. und im Befruchtungskern gleichzeitig erreicht wird.

Es muß ein Unterschied zwischen dem besamten parthenogenetischen Ei und dem besamten Ei der bisexuellen Rasse vorhanden sein! Worin mag er bestehen und wo liegen, im Plasma oder in den amphimiktischen Kernen oder im Plasma und Kern?

Damit sind unsere Überlegungen aber bei genetischen Fragen angelangt, welche nur mit experimentellen Methoden angegangen werden können. Die Lösung wird nicht einfach sein, denn es gibt, wie wir zeigten, parthenogenetische Lokalformen, die der bisexuellen *Triquetrella* in vieler Hinsicht nahe stehen und andere, die sich schon weit von ihr entfernt haben. Dazwischen existieren wohl alle Übergänge; diese müßten im Experiment abgetastet werden. Dabei wird sich wohl die folgende einfache Relation ergeben:

Eine parthenogenetische Lokalform steht der bisexuellen *Triquetrella* noch nahe, wenn bei Kreuzung der amphimiktische Kern noch die unbedingte Kontrolle über den automiktischen R.K.K. ausüben und seine Weiterentwicklung blockieren kann; je mehr er diese Kontrolle verliert, um so mehr nähern wir uns der perfekten Parthenogenese; diese ist erreicht, wenn der R.K.K. die unbedingte Kontrolle über den Eikern ausübt.

δ) Die Entwicklung im unbesamten Ei bisexueller Weibchen.
Bemerkungen über die Entstehung der Parthenogenese

Wir hatten versucht (vgl. SEILER 1959, S. 104), aus unbesamten Eiern bisexueller Weibchen parthenogenetische Linien zu bekommen, und deshalb aus einem sehr großen Material an unbesamten Eiern (vgl. loc. cit. S. 104—107, Tabelle 3) nur sehr wenig für zytologische Untersuchungen abgezweigt. Was wir haben (etwas über 100 Eier) stammt von 3 Weibchen einer bisexuellen Lokalform von der Saualpe, Nähe Truckerhütte (Kärnten)¹ und von 3 Weibchen einer bisexuellen Form vom Zinken, Seckauer Alpen (Steiermark)¹.

Es ist fast unmöglich, zeitlich genau fixiertes Material unbesamter Eier bisexueller Weibchen zu bekommen. Hält man die Weibchen in Klausur, so versuchen sie, wenn Männchen ausbleiben, wiederholt unbesamte Eier zu legen. Sie biegen das Abdomen zur Ablage ein, senken die Legeröhre in den Sack und machen Legebewegungen; ob sie aber legen oder nicht, läßt sich nicht ohne weiteres feststellen. Der Großteil der fixierten Eier (rund 90) befand sich in der ersten bis dritten Furchungsteilung und war ungefähr $8\frac{1}{2}$ Std alt; der Rest war älter, befand sich im Vorblastoderm bis Keimstreifenstadium und war schätzungsweise 1 bis 3 Tage alt.

Es sieht so aus, als ob bei *S. triquetrella* alle unbesamten Eier bisexueller Weibchen beide Reifeteilungen normal durchführen und mit der Furchung beginnen würden; denn wir haben kein Ei, das sich gar nicht entwickelt hätte. Für unsere Zwecke interessiert nun die Tatsache, daß zu Beginn der Furchung ein R.K.K. entsteht, genau so wie meist im besamten bisexuellen Ei und wie immer im parthenogenetischen Ei.

Die Abb. 21a zeigt den Eiausschnitt mit dem Richtungsplasma; in demselben liegt die Metaphase des R.K.K., an den Spindelpolen sind Pseudocentrosomen, vom Eliminationschromatin stammend. Schätzungsweise läßt sich die Chromosomenzahl feststellen; sie ist diploid. Der erste Richtungskörper liegt in Abb. 21a außen in einer Plasmaknospe und ist nur andeutungsweise zu erkennen, denn er liegt nicht ganz in der optischen Ebene. Auch er befindet sich in der Metaphase zur ersten Furchungsteilung. Häufig kann gezeigt werden, daß er haploid ist; ab und zu glückt eine genaue Zählung.

¹ Herrn SIEDER, Klagenfurt, und Herrn MEIER, Knittelfeld, sei herzlich Dank gesagt für das große Material, das sie mir von den genannten Fundstellen zur Verfügung stellten.

Was uns an der Entwicklung im unbesamten bisexuellen Ei nun vor allem fesselt, ist die Tatsache, daß der haploide weibliche Vorkern meist an die Peripherie hinauswandert, gleich, wie er das im parthenogenetischen Ei regelmäßig tut. Da wir den Eikern ab und zu nicht fanden, mag er in diesen Fällen im Dotter stecken geblieben sein; dann ist er schwer oder überhaupt nicht sicher nachweisbar.

Auch bei den Richtungskörpern fällt es oft schwer, das was vorliegt richtig zu deuten. Relativ häufig kommt es nicht zur Bildung eines

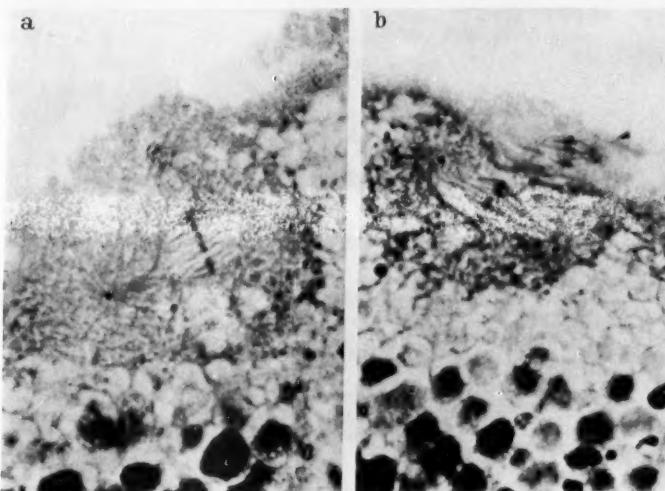


Abb. 21 a u. b. Richtungskörper mit Richtungskörper in Metaphase der ersten Furchungsteilung im unbesamten Ei der bissexuellen Lokalform von der Saualpe. a In der Plasmaknospe an der Eiperipherie der erste Richtungskörper, innen der R.K.K., an den Spindelpolen Pseudocentrosomen aus Eliminationschromatin. b Dasselbe, aber Spindeln unvollkommen ausgebildet. Vergr. 1000 ×

R.K.K.; dann liegen im Richtungsplasma unregelmäßige Spindeln nebeneinander (Abb. 21 b), und es bleibt fraglich, ob es zu einer Verschmelzung kommt. Die folgenden statistischen Angaben mögen dienlich sein:

Unter 90 Eiern, die sich in der frühen Furchung befanden, waren die Eikerne 70mal an der Eiperipherie, 20mal wurde der Eikern nicht gefunden; etwa 50mal war im Richtungsplasma ein regelrechter R.K.K. vorhanden, und der erste Richtungskörper lag isoliert in der Plasmaknospe, in rund 40 Fällen war die Situation unklar oder das Richtungsplasma wurde überhaupt nicht gefunden.

Eine weitere Tatsache muß besonders hervorgehoben werden. Der Eikern befand sich in den Eiern, über die berichtet wird, in der Metaphase

der ersten Furchungsteilung bis Metaphase der dritten Teilung; der R.K.K. kam dagegen bis zu diesem Entwicklungsstadium scheinbar nie über die Metaphase der ersten Furchungsteilung hinaus. Man möchte hier beifügen: wie im besamten bissexuellen Ei! Aus Eiern, welche weiter entwickelt sind, scheint sich allerdings zu ergeben, daß der R.K.K. sich auch teilen kann.

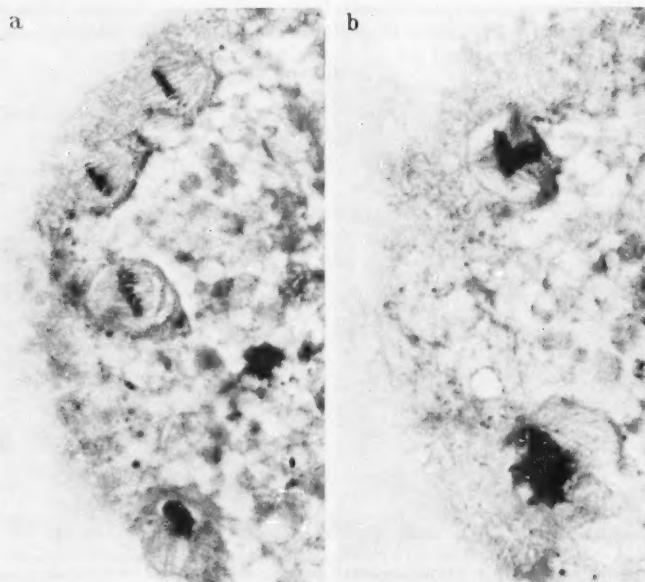


Abb. 22 a u. b. Spätere Furchungsteilungen der Deszendenten des Eikernes aus einem unbefruchteten Ei der bissexuellen Lokalform vom Zinken, Seckauer Alpen. a Keimhautblasten am vorderen Eipol mit Metaphasen verschiedenploider Kerne. b Nachbarschnitt mit einer hochpolyploiden dreipoligen Metaphase und einem pyknotischen Chromosomenhaufen.
Verg. 1000 ×

In dem fixierten Material vom Zinken, Seckauer Alpen, waren 10 Eier bis zum Vorblastoderm, 3 bis zum Keimstreifenstadium gekommen. Je älter die Entwicklung im unbefruchteten Ei wird, um so schwerer ist das zu deuten, was vorliegt. So fanden wir im Keimhautblastem in der vorderen Eihälften Mitosen, die sichtlich eine verschiedene Zahl von Chromosomensätzen besitzen (Abb. 22a), daneben anomale Mitosen, etwa dreipolige, wie Abb. 22b eine aus dem gleichen Ei zeigt, oder die Chromosomen sind in mächtigen pyknotischen Klumpen zusammengeballt (Abb. 22b). Hier handelt es sich fast sicher um Deszendenten des Eikernes, die eine destruktive Polyploidisierung durchmachen oder

durchgemacht haben, denn im gleichen Ei war das Richtungsplasma noch deutlich erkennbar und darin eine große, wohl tetraploide Metaphase des R.K.K.; also hat sich auch dieser geteilt, und vermutlich sind die beiden Tochterkerne wieder verschmolzen.

Größere Schwierigkeiten bieten noch spätere Entwicklungsstadien für die Deutung. So hat ein Ei des Vorblastoderms am einen Eipol

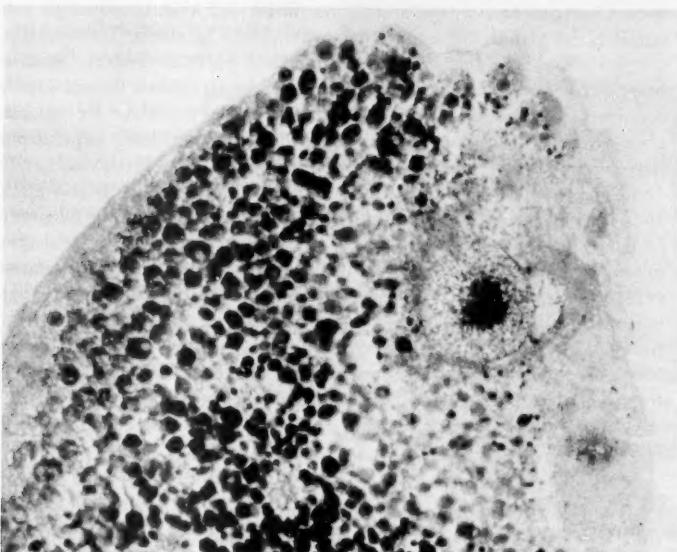


Abb. 23. Unbesamtes Ei der bissexuellen Form vom Zincken; Vorblastoderm. Anschnitt des vorderen Eipoles mit Riesenkernen, wohl vom Eikern abstammend. Im Dotter Plasmainseln mit zahlreichen Doppelkernen (diese in der Aufnahme nicht getroffen), wohl Deszendenten des R.K.K. Vergr. 410 ×

riesige zum Teil pyknotische Kerne mit großem Plasmaleib (Abb. 23), und im Eiinnern sind zahlreiche Doppelkerne im Ruhestadium oder in Teilung, in diesem Fall anomale Mitosen bildend. Vermutlich sind die Riesenkerne im Keimhautblastem der vorderen Eihälfte Deszendenten des Eikernes, und es stammt das Kernmaterial im Innern des Eies vom R.K.K., wobei die Automixis nie ganz vollzogen wurde und die Gonomerie bestehen bleibt.

In dem ganzen Material an unbesamten Eiern kamen nur wenige über ein Vierkernstadium nicht hinaus.

Unsere Beobachtungen zeigen also eindeutig, daß das Ei der bissexuellen Triquetrella Potenzen zu parthenogenetischer Entwicklung hat. Aus der

Art, wie diese Potenzen sich im unbesamten Ei manifestieren ergibt sich, daß der Weg vorgezeichnet ist, auf welchem die Parthenogenese dann tatsächlich verwirklicht wird.

Auch bei *Bombyx mori* erfolgt in dem künstlich zur Entwicklung angeregten unbesamten Ei die Reifung ebenso wie im befruchteten Ei (FROLOWA 1935, vgl. auch ASTAUROV 1957; hier weitere Literatur). Eine Übereinstimmung besteht ferner darin, daß auch bei *Bombyx mori* ein R.K.K. gebildet wird und daß, wenigstens in einem Teil der Eier, der weibliche Pronucleus an die Eioberfläche hinauswandert. Endlich erfolgt die Aufregulierung der Chromosomenzahl durch automiktische Kernverschmelzungen, wie bei *Triquetrella*. Ein wichtiger Unterschied aber scheint zu bestehen: „Die durch Teilung des Richtungskopulationskernes entstehenden Kerne nehmen nicht an der Entwicklung des Embryos teil“ (FROLOWA 1935, S. 307). ASTAUROV (1940) bestätigt die Befunde von FROLOWA, bemerkt aber: “The mechanism of the occurrence of parthenogenetic individuals has as yet not been sufficiently studied cytologically. However some cytological findings combined with genetic evidence suggest some plausible assumptions. In most of the eggs both maturation divisions take place. Division of the haploid female pronucleus frequently followed by fusion of the cleavage nuclei and by the formation of mosaic polyploid embryonic tissues is also often the case” (S. 222). In unbesamten Eiern von *Bombyx mori* dürfte also die Entwicklung im wesentlichen ähnlich ablaufen, wie im unbesamten Ei der bisexuellen *Triquetrella*.

e) *Was geschieht in den parthenogenetischen Eiern, welche in der Entwicklung stecken bleiben? Bemerkungen zum Übergang von der diploiden zur tetraploiden Parthenogenese*

Wie geschildert, gibt es neben diploid parthenogenetischen Lokalformen, bei weichen praktisch alle Eier sich entwickeln, auch solche, bei welchen in der Regel ein Teil der Eier in der Entwicklung stecken bleibt. Da man vielleicht aus Fehlentwicklungen die Normalentwicklung besser verstehen lernt, referieren wir kurz über unsere mehr zufälligen Beobachtungen.

Wir erwähnten bereits, daß bei der Form von Erlach relativ häufig Eier in der Entwicklung stecken bleiben. So fanden wir unter rund 200 normalen Blastodermstadien 4 Eier, welche nicht über die ersten 5–7 Furchungsteilungen hinausgekommen waren. Am vorderen Eipol fanden sich hochpolyploide Metaphasen, polyploide Verschmelzungsspindeln, dreipolare polyploide Metaphasen neben vereinzelten normalen tetraploiden, diploiden und haploiden Metaphasen. Aus den Lagebeziehungen ergibt sich, daß dieses Zellmaterial vom Eikern und von

den Richtungskörpern abstammen muß. Außerdem sind Kernfusionen vorhanden; das sind wohl Absterbeerscheinungen, wie sie PARDI (1950, S. 131) für überzählige Spermatozonen abbildete. Die Abb. 24 gibt den Anschnitt durch einen riesigen Fusionskern, der wohl auf diesem Stadium stecken bleibt. Im Eiinnern ist eine noch normale Metaphase.

Die ausgedehntesten Beobachtungen haben wir über die diploid parthenogenetischen Formen von Aigle und St. Cergues. Das sind zwei Fundplätze aus dem Grenzgebiet zwischen der diploid und der tetraploid parthenogenetischen Rasse. Es sei aber sofort beigelegt, daß das, was bei Aigle und St. Cergues geschieht, zweifellos auch bei Lokalformen ablaufen kann, die nicht aus dem Grenzgebiet stammen, die sogar in ihrem ganzen Verhalten der bisexuellen *Triquetrella* noch nahestehen, wie beispielsweise Erlach und Birrwil.

In 3 zur Zeit des fertigen Blastoderms fixierten Gelegen von Aigle waren 6 Eier im Vorblastoderm stecken geblieben. Sie hatten am einen Eipol und im Eiinnern anomale Mitosen mit Chromosomenzahlen zwischen haploid bis hochpolyploid, zeigten mehrpolige Spindeln, Kernverschmelzungen, pyknotische Kerne, alles Erscheinungen, wie wir sie nun im einzelnen für St. Cergues beschreiben.

St. Cergues haben wir auch experimentell geprüft. Kreuzt man St. Cergues-Weibchen mit Männchen, so zeigt es sich, daß nur in etwa der Hälfte der Eier eine Amphimixis erfolgt; beispielsweise ergab die Kultur 20 (1945/46) im gesamten

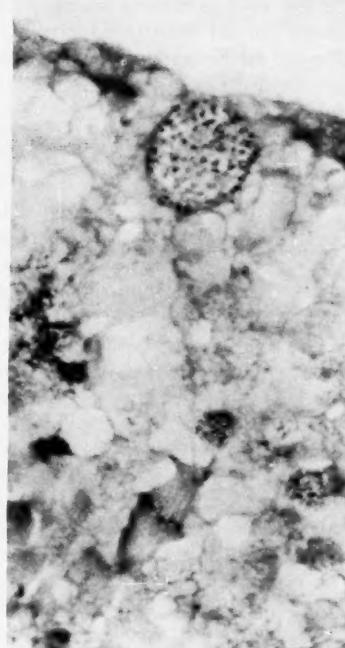


Abb. 24. Lokalform von Erlach. In der Entwicklung steckendes Ei mit Anschnitt eines Fusionskernes an der Elipperipherie. Vergr. 1000.

59 ♀:17 ♂.

Von den Weibchen konnten wir 54 in Klausur nehmen und prüfen; 14 Weibchen verweigerten die Eiablage, die restlichen 40 erwiesen sich

als rein parthenogenetische Tiere, denn sie legten ohne Begattung. Das Sexualverhältnis der wirklichen F₁-Tiere beträgt also, wenn wir absehen von den 5 nicht geprüften Weibchen,

14 ♀:17 ♂.

Bei rein parthenogenetischer Entwicklung bleibt bei St. Cergues, gleich wie bei Erlach und Birrwil, häufig ein großer Prozentsatz der Tiere in der Entwicklung stecken. Die Schlüpfresultate aus 19 parthenogenetischen Gelegen von Weibchen der Kultur 20 (1944/45) waren die folgenden:

Zahl der geschlüpften Räupchen	etwa 1050
Zahl der Eier, die keine Räupchen ergaben	276.

Daß die Entwicklung in den meisten Eiern beginnt, läßt sich schon äußerlich erkennen. Die zytologische Untersuchung zeigte, daß auch bei dieser Lokalform zwar alle Eier mit der Entwicklung beginnen, daß diese aber bei einer ansehnlichen Zahl von Eiern früher oder später stecken bleibt.

In 2 zur Zeit des fertigen Blastoderms fixierten Gelegen mit 214 Eiern hatten 153 ein normales Blastoderm; 61 Eier waren im Vorblastoderm stecken geblieben bzw. nicht über dieses Stadium hinausgekommen. Übereinstimmend zeigten sie, daß sowohl der Eikern wie die Richtungskörper sich atypisch entwickeln können. Die Abb. 25a und b geben den vorderen Eipol wieder mit Deszendenten des Eikernes. In Abb. 25a ist links eine wohl tetraploide Metaphase und dann folgt eine wohl diploide Metaphase in Seitenansicht, außerdem eine hochpolyploide Metaphase in einer schiefen Ansicht. Zwischen dieser und der diploiden Metaphase ist eine haploide Metaphase, die nur andeutungsweise zu erkennen ist. Die Abb. 25b zeigt den vorderen Eipol aus einem anderen Ei; es ist vorhanden eine dreipolare polyploide Metaphase, dann eine polyploide normale Metaphase und endlich rechts eine hochpolyploide Verschmelzungsspindel.

Das Richtungsplasma ist häufig in diesen Eiern noch erkennbar. Aus der Beschaffenheit der Spindeln, welche im Richtungsplasma oder in nächster Nähe liegen, ergibt sich, daß auch die Richtungskörper in diesen Eiern sich ganz atypisch entwickelten (Abb. 26). Die Abb. 26a stammt aus demselben Ei wie Abb. 25a; es ist eine hochpolyploide Metaphase vorhanden; außerdem eine vielleicht tetraploide Seitenansicht. Abb. 26b gibt eine hochpolyploide und innen eine haploide Metaphase und Abb. 26c zeigt 3 Metaphasen im Richtungsplasma, eine wohl diploide, eine vermutlich tetraploide und innen eine hochpolyploide. Zwischen der diploiden und der tetraploiden Spindel ist ein Centrosom getroffen.

Es sei daran erinnert, daß St. Cergues dem XY-Typus angehört, als diploide Chromosomenzahl also 62 besitzt (vgl. Abb. 5, S. 53). Da die Mitosen in den atypisch sich entwickelnden Eiern oft unregelmäßig sind, auch mehrpolig sein können, ist nicht zu erwarten, daß wir in den Chromosomenplatten aus solchen Eiern immer Vielfache von 31 finden werden.

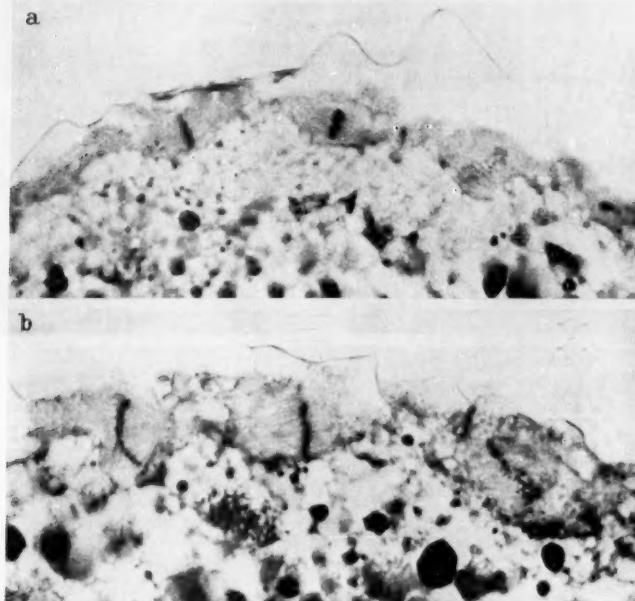


Abb. 27 a u. b. St. Cergues, der vordere Eipol mit Deszendenten des Eikernes. a Drei verschiedene ploide Metaphasen; eine vierte sicher haploide Spindel ist nur andeutungswise zu erkennen. b Zwei typische polyploide Verschmelzungsspindele und eine normale polyploide Metaphase. Vergr. 1000 ×

Die Abb. 27 zeigt solche Chromosomenplatten; a hat ungefähr 99 Chromosomen, ist also annähernd triploid; b ist eine einwandfreie Zählung mit der tetraploiden Chromosomenzahl 124; c—e sind ungefähr richtige Zählungen, c hat 158, d 219 und e 324 Chromosomen; hier handelt es sich wohl um etwa 5-, 7- und etwa 10-ploide Chromosomensortimente. Die abgebildeten Chromosomenplatten stammen aus verschiedenen Eiern, sie könnten aber auch in einem Ei gefunden werden.

Es ist klar, daß aus solchen Embryonen keine normalen Tiere entstehen können; wir wissen zwar nicht, wie weit die Embryonen sich noch entwickelt hätten; bis zum schlüpfenden Räupchen jedenfalls nicht.

Eine weitere Serie von Beobachtungen an atypisch sich entwickelnden Eiern haben wir aus der Kreuzung Erlach parth. ♀ × ♂. Zur Ermittlung der diploiden Chromosomenzahl im Blastoderm des besamten

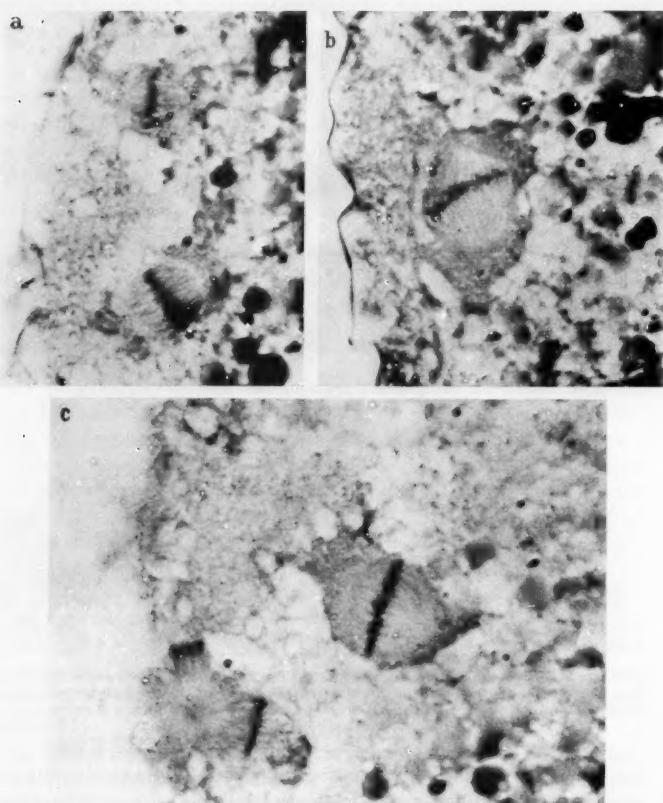


Abb. 26 a—c. St. Cergues, Metaphasen im Richtungsplasma. a Eine hochpolyplioide und eine schätzungsweise tetraploide Metaphase; b eine haploide und eine hochpolyplioide Metaphase, und c schätzungsweise eine diploide, eine tetraploide und eine hochpolyplioide Seitenansicht. Vergr. 1000 ×

parthenogenetischen Eies untersuchten wir 7 Gelegen, die zusammen 574 Eier hatten. In 2 Gelegen entwickelten sich alle Eier normal und die Embryonen hatten entweder 61 oder 62 Chromosomen (vgl. S. 68, 69). In den restlichen Gelegen waren vereinzelt, atypisch sich entwickelnde

Eier, die zwar alle das Blastodermstadium erreichten, aber nicht normale Chromosomensortimente besaßen; 6 Embryonen hatten haploide, diploide, triploide, tetraploide bis hochpolyploide Metaphasen. Die Abb. 28 zeigt in e eine pentaploide Platte mit 153 Chromosomen.

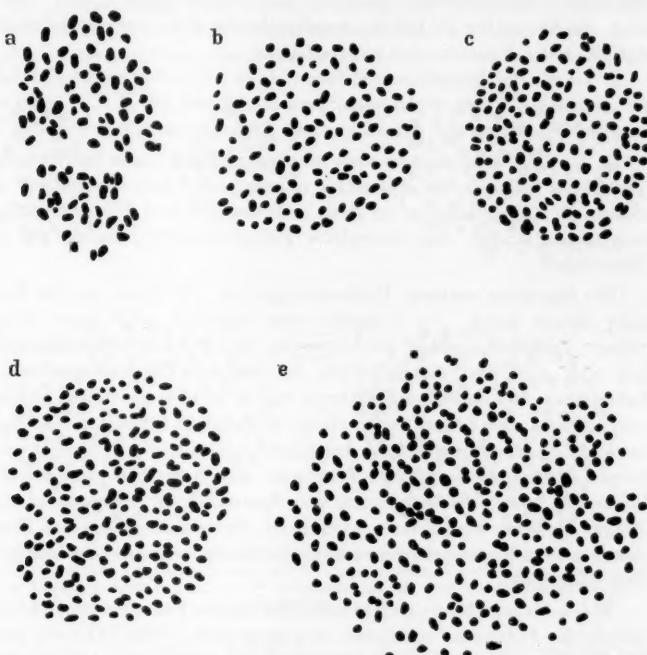


Abb. 27a—e. St. Cergues, Chromosomenplatten des Vorblastoderms. a Metaphase mit etwa 99 Chromosomen, b gibt eine einwandfreie Platte mit 124 Chromosomen, c hat etwa 158, d etwa 219 und e etwa 324 Chromosomen. Gez. D. BUCK. Vergr. 3320 ×

Ob diese Embryonen aus besamten oder aus unbesamten Eiern hervorgingen, wissen wir zwar nicht; so viel aber ist sicher, daß sie aus Eiern entstanden sind, in welchen keine Amphimixis stattfand, denn die Verhältnisse liegen genau gleich, wie bei den atypisch sich entwickelnden parthenogenetischen Eiern von Aigle und St. Cergues. Es ist ferner nicht daran zu zweifeln, daß das Blastoderm aus Descendenden des Eikernes und der Richtungskörper aufgebaut wurde und auch daran nicht, daß solche Embryonen früher oder später zu grunde gehen.

Damit wissen wir, was in den Eiern geschieht, welche in der Entwicklung stecken bleiben und glauben überdies jetzt besser zu verstehen, wie der Übergang von der bisexuellen zur parthenogenetischen Vermehrung sich vollzieht. Aus den mitgeteilten Befunden ergeben sich die folgenden Vorstellungen:

1. *Im bisexuellen Ei hält der amphimiktische Kern den automiktischen R.K.K. unter Kontrolle und blockiert ihn.*

2. *Ist die Parthenogenese stabilisiert, dann ist zu Beginn der Furchung die Automixis in den Richtungskörpern erfolgt und der R.K.K. also entstanden; er blockiert den Eikern und alle Eier entwickeln sich normal.*

3. *Ist die Parthenogenese noch nicht eingefahren, dann können modifikatorische Faktoren die Automixis zwischen zwei Richtungskörpern verzögern, die Entwicklung erfolgt dann unkontrolliert und Eikern und Richtungskörper machen eine destruktive Polyploidisierung durch, die zum Chaos führt.*

Die folgenden weiteren Beobachtungen an den Eiern aus der Kreuzung Erlach parth. ♀ × ♂ führen aber vielleicht noch einen Schritt weiter. Zunächst mußten wir feststellen, daß 2 Embryonen ausschließlich oder doch fast ausschließlich die haploide Chromosomenzahl 31 haben (Abb. 28a und b); ein Embryo war, so viel wir feststellen konnten, rein haploid, der andere hatte einige diploide Metaphasen. Ob dieses haploide Blastoderm allein auf den Eikern oder allein auf die Richtungskörper oder auf beide zurückzuführen ist, wissen wir nicht; andere Möglichkeiten, etwa eine Beteiligung von Spermatozoen, kommen kaum in Frage. Unsicher bleibt auch, wieweit die Entwicklung über das Blastodermstadium hinaus gekommen wäre; jedenfalls kaum bis zum schlüpfenden Räupchen.

Wenn wir annahmen, daß es modifikatorische Faktoren geben könnte, welche die Automixis verzögern, so mag es auch solche Faktoren geben, welche die Automixis ganz verhindern; so entstünden dann haploide Embryonen.

Konsequenterweise müßten wir weiter annehmen, daß es auch modifikatorische Faktoren geben könnte, welche die Tendenz zur Automixis fördern. Solche Faktoren mögen am Werke gewesen sein bei der Entstehung von 8 Embryonen aus der Kreuzung Erlach parth. ♀ × ♂, deren Blastoderm ausschließlich oder doch fast ausschließlich tetraploid ist. Die Abb. 28 gibt in c und d 2 Platten mit 122 Chromosomen; sie stammen aus einem Embryo und sind ganz eindeutig.

Wir wissen wiederum nicht, ob diese tetraploiden Embryonen aus besamten oder aus unbesamten Eiern hervorgeringen; das letztere ist das wahrscheinlichste. Der R.K.K. hat bei Erlach 61 Chromosomen und

die Tetraploidie muß durch einen zweiten Automixisschritt, der wohl unmittelbar auf den ersten erfolgte, entstanden sein; die Größenordnungen der Chromosomen der tetraploiden Metaphasen sind gleich wie diejenigen dípoloider Platten (vgl. Abb. 28c, d mit Abb. 17a—f, S. 69) Einige dieser Embryonen scheinen rein tetraploid zu sein; alle vorhandenen Platten sind jedenfalls tetraploid und die Größe zahlreicher Seitenansichten von Metaphasen spricht ebenfalls eindeutig für

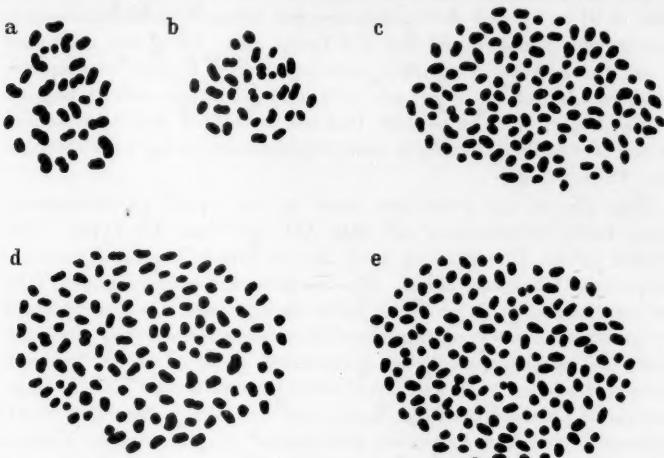


Abb. 28 a—e. Erlach parth. ♀ × ♂. Chromosomenplatten aus Embryonen, welche sich atypisch entwickeln. a und b Haploide Platten mit 31 Chromosomen, c und d tetraploide Platten mit 122 Chromosomen, e hat 153 Chromosomen, ist also pentaploid. Gez. D. BUCK.
Vergr. 3320 ×

Tetraploidie. Die Größen der Ruhekerne möchten wir zur Beurteilung des Chromosomenbestandes nicht heranziehen, denn da sind die Fehlerquellen zu groß. Die Embryonen, von denen wir sprechen, haben ein vollständig normales Blastoderm; irgendwelche anomalen Symptome fehlen.

Nur einer der tetraploiden Embryonen hat bestimmt auch einige diploide Kerne; da wird der zweite Automixisschritt nicht unmittelbar nach dem ersten erfolgt sein.

Wir dürfen nicht verschweigen, daß wir 2 Metaphasen aus einem weiteren Embryo haben, die, wie es scheint, eindeutig 123 Chromosomen besitzen; doch mögen wir bei der Zählung einen Fehler begangen haben, und etwa ein stark zweiteiliges Chromosom als 2 Chromosomen gezählt haben.

Ob diese tetraploiden Embryonen ihre Entwicklung mit Erfolg zu Ende hätten führen können? Alles spricht tatsächlich dafür.

Dann wäre im Experiment aus der diploiden Form eine tetraploide entstanden!

f) Überzählige Y-Chromosomen und Art der Elimination des Y

Für die bissexuelle *Solenobia triquetrella* wurde festgestellt (SEILER 1959, S. 81 u. f.), daß es Populationen mit beiden Geschlechtschromosomentypen, dem XO- und dem XY-Typus, gibt. Da so viel wie sicher in der freien Natur Paarungen zwischen beiden Rassen vorkommen, schlossen wir, daß das Y leer sein muß, und daß *Triquetrella* im Begriffe ist, das Y über Bord zu werfen. Daß das tatsächlich geschieht, konnte an der bissexuellen Lokalform vom Schnebelhorn nachgewiesen werden (loc. cit. S. 86—96).

Nun gibt es, wie geschildert, auch bei der diploid parthenogenetischen Form Populationen mit dem XO- und dem XY-Typus. Also werden gleiche Überlegungen auch für die diploid parthenogenetische *Triquetrella* Gültigkeit haben. Ein Nachweis eines überzähligen Y ist bei der bissexuellen Rasse leicht, schon deshalb, weil das überzählige Y in der Reduktionsteilung des männlichen Geschlechts immer eliminiert wird. Bei parthenogenetischer Vermehrung dagegen ist ein Nachweis eines zusätzlichen Y schwer. Wohl stößt man ab und zu auf eine ungewöhnliche Chromosomenzahl, kann aber mit einem Einzelfall nichts anfangen. Nur dann haben wir eine Chance, ein überzähliges Element sicher nachweisen zu können, wenn wir zufällig aus einem Gelege einer Lokalform mit überzähligem Y eine ganze Anzahl unzerschnittener Tochterplattenpaare bekommen.

Diese Chance hatten wir bei der Lokalform von Zweisimmen (Bern). Die Geschlechtschromosomenverhältnisse der Population von Zweisimmen sind aber sehr kompliziert und noch nicht restlos aufgeklärt. Wir hatten 5 Freilandweibchen zur Verfügung. Zwei dieser Weibchen gehörten dem XO-Typus an, wie sich aus den Chromosomenzahlen in den Tochterplatten der ersten Eireifeteilung ergab. Es ist fast sicher, daß am gleichen Fundplatz auch Linien mit dem XY-Typus vorhanden sein dürften. Die restlichen 3 Weibchen, die wir hatten, gehörten zwar dem XY-Typus an, hatten aber außerdem noch ein überzähliges Y; so wenigstens deuten wir unsere Befunde.

Die Tochterplatten der Reduktionsteilung haben 31:32 Chromosomen. Die Abb. 29 gibt 3 solcher Plattenpaare aus einem Gelege wieder; sie haben je 31:32 Chromosomen und sind absolut klar. Da man leicht homologisieren kann, ist das überzählige Chromosom, das in der

Zeichnung umrandet ist, sicher identifizierbar. Es gehört zur Kategorie der großen Chromosomen. In den Plattenpaaren a—c ist das überzählige Element zufällig immer in der inneren Platte. Wir haben aber

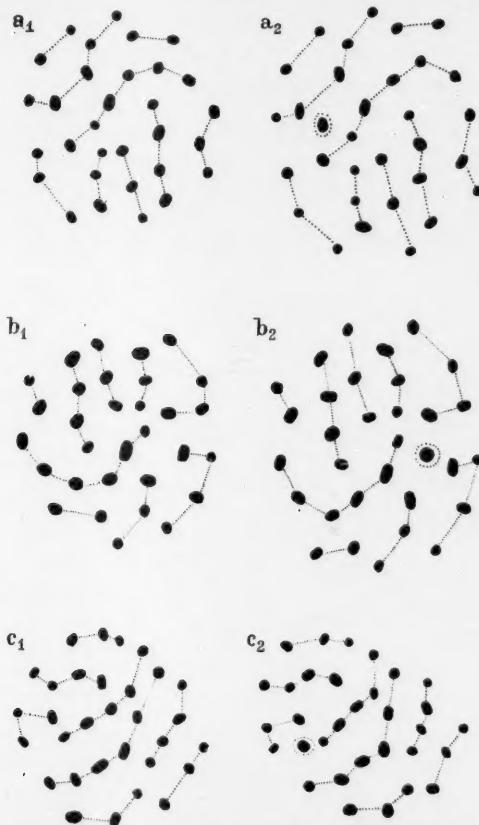


Abb. 29. Diploid parthenogenetische Lokalform von Zweisinummen (Bern). Tochterplatten der ersten Reifeteilung mit 31:32 Chromosomen, das überzählige Chromosomen umrandet. Homologe Chromosomengruppen durch punktierte Linien verbunden. Vergr. 3320 ×

aus diesem Gelege im ganzen 14 Plattenpaare und stellen fest, daß das überzählige Y 6mal außen, 8mal innen ist. In der Anaphase wandert es immer mit den Autosomen polwärts, hinkt also nie nach. Das legitime

Y muß ungefähr gleich groß sein wie das X, denn in den homologen Paaren herrscht keine Inäqualität, die jenseits der Fehlergrenze liegen würde.

Wir unterschieden zwischen einem legitimen Y und einem überzähligen Y; dieses mag vielleicht schon generationenlang rein mechanisch

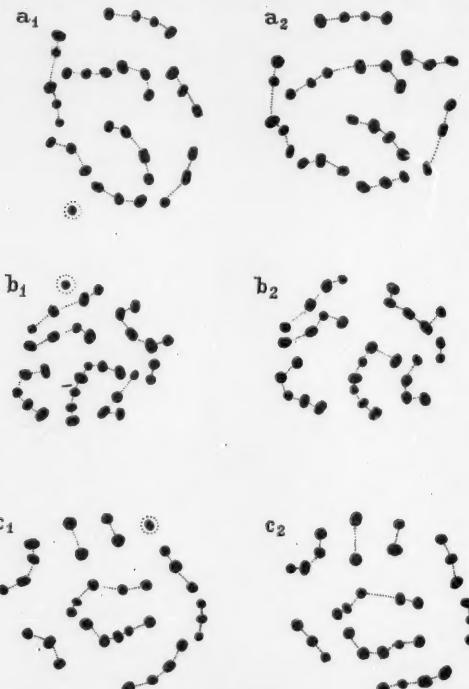


Abb. 30. Lokalform von Zweisimmen mit überzähligem Y; dieses klein, nicht so groß wie in Abb. 29. Drei Tochterplattenpaare. Vergr. 3320 ×

mitgeschleppt worden sein und dabei Veränderungen erfahren haben, die äußerlich nicht sichtbar zu sein brauchen. Diese Annahme ist rein willkürlich und es muß zugegeben werden, daß andere Deutungsmöglichkeiten bestehen. Die beiden Y mögen gleich sein; sie könnten konjugieren und eine Tetrade bilden; dann wäre das X das unpaare Chromosom. Oder die Konjugation könnte rein zufallsmäßig sein, dann wäre bald das X, bald ein Y das unpaare Chromosom. So wie die Dinge bei *Tri-*

quetrella liegen, können wir darüber, was in Wirklichkeit geschieht, nicht entscheiden. Die folgenden Beobachtungen scheinen eher zugunsten unserer ersten Annahme zu sprechen.

In einem weiteren Gelege mit 31:32 Chromosomen in den Tochterplatten der ersten Reifeteilung gehört das überzählige Y zu der Kategorie der kleinen Chromosomen. Die Abb. 30 gibt in a—c 3 unzerschnittene Plattenpaare mit 32:31 Chromosomen. Die Homologisierung ist weniger sicher als in den Plattenpaaren der Abb. 29. Die Identifizierung des überzähligen Y ist jedoch zum mindesten in den ersten beiden Platten-

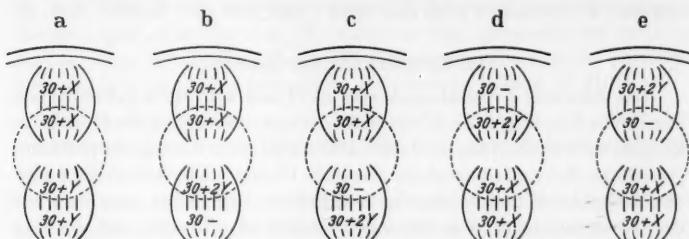


Abb. 31a—e. Schema der zweiten Reifeteilung; es zeigt, wie überzählige Y entstehen können, und wie aus dem XY-Typus der XO-Typus wird. a Schema des XY-Typus; der R.K.K. hier, wie immer, gestrichelt. b Das Y ging in der ersten Reifeteilung nach innen. Non-Disjunction der Y in der Anaphase II; gehen die beiden Y nach außen, so entsteht ein ♀ mit überzähligem Y. c Gehen sie in den weiblichen Vorkern, so entsteht ein XO-Weibchen. d Das Y ging in der ersten Reifeteilung nach innen. Non-Disjunction in der Anaphase II; gehen die beiden Y nach innen, so entsteht ein Weibchen mit überzähligem Y.

e Die beiden Y gehen nach außen, so entsteht ein XO-Weibchen. Gez. D. BUCK

paaren eindeutig. In der Abb. 30 liegt das überzählige Y zufällig immer in der äußeren Platte; es kann aber auch innen sein.

Ein letztes Gelege dieser Lokalform scheint ebenfalls 32:31 Chromosomen in den Tochterplatten der Anaphase I zu haben; doch sind wir hier unserer Sache nicht ganz sicher.

Das Schema der Abb. 31 deutet an, wie es zu einem überzähligen Y kommen kann, und wie aus dem XY-Typus der XO-Typus entsteht. Dargestellt ist in Abb. 31a die Anaphase der zweiten Reifeteilung für den XY-Typus. Der R.K.K. ist wieder, wie in Abb. 6, gestrichelt umrandet. Er bekommt, gleichgültig ob das Y in der ersten Reifeteilung nach innen oder nach außen geht, die weibliche Konstitution $60 + XY$. Wird nun das Y in der zweiten Reifeteilung zwar geteilt, trennen sich aber die Tochter-Y nicht und kommen sie in den zweiten Richtungskörper (Abb. 31b), so erhält der R.K.K. $60 + X + 2Y$. Das sind Weibchen mit einem überzähligen Y; deren Eier würden in der Reduktionsteilung Tochterplatten mit 32:31 Chromosomen haben. Dasselbe

Resultat entsteht, wenn das Y in der ersten Reifeteilung nach außen geht und in der zweiten Reifeteilung die Tochter-Y sich nicht trennen, wie in Abb. 31d dargestellt.

Die Schemata 31c und e deuten ferner an, wie aus dem XY-Typus der XO-Typus entsteht.

*Wir glaubten früher (SEILER 1959) annehmen zu dürfen, daß das Y bei *Triquetrella* immer auf dem Wege der Non-Disjunction eliminiert wird. Heute müssen wir zugeben, daß die Elimination auch auf dem anderen Wege, nämlich durch „Stückverluste“, denkbar ist, denn wir wissen jetzt, daß das Y verschieden groß sein kann (vgl. auch das Kapitel 2, b, β).*

III. Besprechung der Befunde

Das Schicksal der Richtungskörper. Der Leser wird Mühe gehabt haben, sich davon überzeugen zu lassen, daß ein Organismus ganz aus Richtungskörpern hervorgehen kann. Aber selbst dann, wenn die diploid parthenogenetische *Solenobia triquetrella* das erste Objekt wäre, das diesen außergewöhnlichen Entwicklungsweg beschritten hat, hätte man sich mit der Tatsache abzufinden, denn der Beweis ist erbracht, daß die Entwicklung so verläuft, wie geschildert.

Unser Objekt steht aber gar nicht so isoliert, wie es auf den ersten Blick scheinen mag. Bei allen bis jetzt zytologisch untersuchten parthenogenetischen Psychiden haben aller Wahrscheinlichkeit nach Richtungskörper in irgendeiner Form Anteil am Aufbau des Organismus. So schreibt NARBEL (1946) über die diploid parthenogenetische und thelytoke *Apterona helix*: „Il est donc certain qu'avant la cinquième division de segmentation aucun noyau n'est éliminé“ (loc. cit. S. 661), und Seite 674 „j'admetts donc qu'il n'y a pas d'élimination“. Allerdings liegen die Verhältnisse bei *Apterona* insofern doch etwas anders als bei *Triquetrella*, weil bei *Apterona* neben den Deszendenten des Richtungskörpers auch diejenigen des Eikernes am Aufbau des Organismus teilnehmen.

Die tetraploid parthenogenetische und thelytoke *Solenobia lichenella* (NARBEL-HOFSTETTER 1950) steht der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* noch ferner. Bei *Lichenella* wird die erste Reifeteilung rückgängig gemacht; es verschmilzt also sozusagen der erste Richtungskörper mit seinem Tochterkern. Daraufhin vollzieht sich die zweite Reifeteilung. Der äußere Tochterkern, dem zweiten Richtungskörper vergleichbar (nicht identisch!), scheint zugrunde zu gehen, und der Organismus entsteht ganz aus dem inneren Tochterkern. „Il semble bien que les descendants du noyau périphérique issu des divisions de maturation aient disparu et ne participent pas à la formation de l'embryon“ (loc. cit.

S. 75). Etwas überspitzt darf man vielleicht sagen: Bei *Lichenella* nimmt der erste Richtungskörper Anteil am Aufbau, der zweite Richtungskörper (bzw. seine Abkömmlinge) wird dagegen eliminiert.

Noch eine dritte besonders interessante Analyse über eine weitere parthenogenetische Psychide verdanken wir Frau NARBEL-HOFSTETTER (1954, 1955). Die Objekte sind 2 Arten der Gattung *Luffia*. Bei *Luffia* scheint alles im Fluß und Übergang begriffen zu sein. Es gibt Populationen von *Luffia ferchaultella*, bei welchen die Reifeteilungen gleich verlaufen wie bei *Apteronota helix*. Auch die Entwicklung scheint gleich zu sein. Die beiden aus der zweiten Reifeteilung hervorgegangenen Kerne „vont se diviser l'un et l'autre, si bien qu'aucun des deux ne semble jouer le rôle d'un polocyte. La totalité des noyaux participe vraisemblablement à la formation de l'embryon“ (1954, S. 419).

Andere Populationen von *L. ferchaultella* verhalten sich allem Anschein nach ganz wie *S. lichenella*. Das über diese Form Gesagte gilt also wohl auch hier.

Aber auch außerhalb der Familie der Psychiden und der Lepidopteren gibt es parthenogenetische Objekte, bei welchen der Organismus entweder ganz oder doch teilweise aus den Richtungskörpern hervorgeht; so bei *Drosophila parthenogenetica* (STALKER 1954). Die Parallelie mit der diploid parthenogenetischen *Triquetrella* ist deshalb besonders interessant, weil auch bei *Drosophila parthenogenetica* durch Automixis Mosaiktiere und außerdem triploide Kombinationen hervorgehen, wie bei unserem Objekt. Diese Ergebnisse an *Drosophila parthenogenetica* wurden mit Hilfe genmarkierter Chromosomen erzielt, also auf einem ganz anderen und viel weniger mühsamen Weg, als es der unsrige war.

Vielleicht nehmen auch bei manchen Hymenopteren die Deszendenten des Richtungskörpers Anteil am Aufbau des Organismus. Es hat den Anschein, als ob das z.B. bei *Nemeritis canescens* der Fall sein dürfte; SPEICHER (1957) vermutet zwar, daß die Abkömmlinge des Richtungskörpers nach einigen Teilungen zugrunde gehen; doch spricht alles dafür, daß die Verhältnisse gleich liegen wie bei *Apteronota helix*.

Die Geschlechtsvererbung. Ein Geschlechtschromosomen-Mechanismus, wie wir ihn für die diploid parthenogenetische *Triquetrella* nachwiesen, ist vorerst noch für keine andere parthenogenetische Psychide ermittelt worden. Ob wir trotzdem unsere Befunde und Folgerungen auf die übrigen parthenogenetischen Psychiden übertragen dürfen? Daß man das tatsächlich für die diploid parthenogenetischen Formen, also für *Apteronota* und die gleich sich verhaltende *Luffia*, tun darf, scheint klar zu liegen. Die erste Reifeteilung wird auch hier die Reduktionsteilung sein. Wenn der XO-Typus vorliegt, bleibt es gleichgültig, ob

das X in der ersten Reifeteilung nach außen oder nach innen geht, denn nach der Kataphase (*Luffia*₁) oder nach der Verschmelzung der inneren Spindel mit der äußeren (*Apterona* und *Luffia*₂) wird in jedem Fall die XO-Konstitution wieder hergestellt. Die zweite Reifeteilung wird Äquationsteilung sein; somit bekommt der Richtungskörper und der Eikern die XO-Konstitution, und es entstehen so Weibchen, an deren Aufbau sich die Deszendenten des Eikernes und die des Richtungskörpers beteiligen mögen. Liegt der XY-Typus vor, so gelten im Prinzip dieselben Überlegungen.

Bevor die Frage der Geschlechtsvererbung für die pseudogame *Luffia lapidella* (NARBEL-HOFSTETTER 1955) mit Erfolg diskutiert werden kann, muß die eingehende Analyse, die eine schmerzlich zeitraubende und mühsame Arbeit sein dürfte, abgewartet werden. Und was endlich für die tetraploid parthenogenetische *S. lichenella* gilt, kann erst dann gesagt werden, wenn die Art der Entstehung der Tetraploidie aus der Diploidie aufgeklärt ist. Es sieht so aus, als ob das für *Triquetrella* möglich sein dürfte.

Die Entstehung der Parthenogenese. Über die Ursachen, welche den Übergang von der bisexuellen zur diploid parthenogenetischen Vermehrung auslösten und heute noch auslösen, soll in der nächsten Arbeit, welche die geographische Verbreitung der 3 *Triquetrella*-Rassen zum Thema hat, diskutiert werden. Was uns jetzt interessiert, ist nur die Art des Überganges. Da stellten wir bereits fest, daß man sich den Übergang von der einen Vermehrungsart zur anderen nicht einfacher und nicht zweckmäßiger denken könnte. Der Reduktionsmechanismus und auch der Geschlechtschromosomen-Mechanismus werden beibehalten, der ganze Geschlechtsapparat bleibt funktionstüchtig; die Weibchen behalten außerdem die Sexualinstinkte, vor allem die Fähigkeit, Männchen anzulocken und die Eier zu besamen. Endlich findet in diesen eine Amphimixis statt. Solange also überhaupt Männchen vorhanden sind, kann die Vermehrung bisexuell erfolgen, und fehlen sie, so steht der Weg der Parthenogenese offen. Der mußte freilich erst gefunden werden:

Die Weibchen mußten die Fähigkeit bekommen, ohne Begattung die Eier zu legen, und diese mußten sich entwickeln ohne besamt zu sein.

Über beides läßt sich jetzt schon wichtiges aussagen. Wir kennen, wie mitgeteilt wurde (SEILER 1959), keine bisexuelle Lokalform, deren Weibchen zu normaler Eiablage befähigt wären, wenn die Begattung ausbleibt. Darin stimmen all die vielen bisexuellen Lokalformen, die wir geprüft haben, überein. Auch die bisexuellen Weibchen gemischter Fundplätze (bisexuell und diploid parth.) zeigen dasselbe Verhalten wie die Weibchen der rein bisexuellen Lokalformen. Endlich kennen wir keine Außenbedingungen, welche die Ablage unbesamter Eier

befördern würden; auch die „Überreife“ der Weibchen ist im Grunde genommen kein solcher Faktor, denn hält man die bisexuellen Weibchen in Klausur, so versuchen sie, wenn die Männchen ausbleiben, schon am ersten Tage unbesamte Eier zu legen; das tun sie auch an den folgenden Tagen und besonders emsig, bevor sie eintrocknen. Aber wenn ihnen überhaupt eine Ablage unbesamter Eier gelingt, so noch am ehesten am ersten Tage der Klausur, oder in den ersten Tagen.

Aus diesen Tatsachen ergibt sich wohl, daß wir mit einer mutativen Änderung der Ablageinstinkte rechnen müssen. Die Kreuzungsexperimente über die in einer späteren Mitteilung berichtet werden soll, werden zeigen, ob wir auf dem richtigen Wege sind, und sie werden Aufschluß geben über die Art der Abänderung des Genbestandes.

Auch über die andere „Neuerwerbung“, d. h. die Fähigkeit unbesamter Eier, sich zu entwickeln, ist analoges zu sagen. Unbesamte Eier bisexueller Weibchen zeigen eine natürliche Tendenz zu parthenogenetischer Entwicklung. Die führt nach unseren Beobachtungen an *Triquetrella* aber nie zu lebenstüchtigen Räupchen (vgl. SEILER 1959, S. 104 u. f.). In einer früheren Mitteilung (SEILER 1942, S. 517) berichteten wir über einen positiven Erfolg; den hatten wir zwar, aber das „bisexuelle“ Weibchen stammte von einem Fundplatz, an dem, wie es sich später herausstellte, auch die parthenogenetische Form vorhanden ist; es besteht also die Möglichkeit, daß das Weibchen, welches die unbesamten Eier legte, ein F_1 -Weibchen war. Wie dem aber sei, in der Tendenz zu parthenogenetischer Entwicklung unbesamter Eier besteht zwischen den verschiedenen bisexuellen Lokalformen kaum ein Unterschied (vgl. loc. cit. Tabelle 3).

Unsere zytologischen Erfahrungen über die Entwicklung im unbesamten Ei der bisexuellen Weibchen sind zwar nicht ausreichend genug; soviel aber scheint sicher zu sein, daß die Reifeteilungen wohl meist normal ablaufen, daß darauf hin häufig ein diploider R.K.K. gebildet wird und daß der haploide Eikern in der Regel an die Eiperipherie hinaus wandert; alles also häufig dem entsprechend, was im Ei parthenogenetischer Weibchen geschieht. Dann aber folgt eine unkontrollierte Entwicklung; weder hält der R.K.K. den Eikern unter Kontrolle und blockiert ihn, noch umgekehrt. Die Folgen davon sind anarchistische Zustände, es entsteht ein Chaos verschiedenploider Kerne verschiedener Provenienz, und die Entwicklung geht rasch ihrem Ende entgegen.

Zu einer geregelten Entwicklung kann es erst kommen, wenn entweder der Eikern seinen Konkurrenten, den R.K.K., blockiert, oder umgekehrt. Die Entscheidung fiel beim Übergang zur Parthenogenese zugunsten des R.K.K.; man möchte beifügen: Das war die naheliegendste Lösung. Sie wurde aber zweifellos nicht auf einen Schlag, etwa durch einen einmaligen

Mutationsschritt, erreicht. Dagegen würde vor allem die Tatsache sprechen, daß es parthenogenetische Lokalformen gibt, bei welchen regelmäßig ein Teil der Eier in der Entwicklung stecken bleibt, während bei anderen Lokalformen alle oder doch fast alle Eier sich entwickeln. Dagegen sprechen aber auch die Erfahrungen am besamten parthenogenetischen Ei, die wir voreiligend der Kreuzungsanalyse jetzt schon mitteilten.

Der Übergang von der diploiden zur tetraploiden Parthenogenese. Während die Art des Überganges von der bissexuellen zur diploid parthenogenetischen Vermehrung in dieser Arbeit weitgehend aufgeklärt werden konnte, liegt der Übergang von der Diploidie zur Tetraploidie noch im Dunkel. Hier hat eine systematische Arbeit erst einzusetzen. Die Voraussetzungen für planmäßige Untersuchungen sind aber jetzt gegeben. Wir kennen die Verbreitungsgebiete beider Formen; wir kennen auch eine größere Zahl von Fundplätzen, welche beide parthenogenetische Formen nebeneinander haben; ja es gibt Fundplätze, an welchen auf engstem Raum alle 3 *Triquetrella*-Rassen vorhanden sind. Überdies wissen wir, daß die tetraploide Form „spontan“ aus der diploiden entstehen kann, wie das bei uns im Experiment geschah. Endlich stießen wir schon vor langen Jahren auf eine tetraploide Lokalform, welche zu Beginn der Entwicklung gelegentlich nicht aufregulierte zur Tetraploidie, bei welcher die Automixis also unterblieb, und wir gleichsam eine „Rückmutation“ aus der Tetraploidie zur Diploidie vor uns hatten. Auch hier wird wieder evident, daß es modifikatorische Faktoren geben muß, welche die Tendenz zur Automixis im positiven oder negativen Sinne zu beeinflussen vermögen.

Das alles sollen Stimulantien sein, welche zu systematischen Untersuchungen anregen mögen. Ich (SEILER) werde dabei ins Glied zurücktreten.

Zusammenfassung

Die biologische, zytologische, entwicklungsgeschichtliche und experimentelle Analyse der diploid parthenogenetischen *Solenobia triquetrella* führte zu den folgenden Resultaten:

1. Das Verhalten

- a) Es gibt parthenogenetische Lokalformen, welche in ihrem Verhalten der bissexuellen *Triquetrella* noch nahe stehen, bei anderen ist die perfekte Parthenogenese annähernd erreicht.
- b) Bei den letzteren entwickeln sich alle Eier, bei den ersteren bleibt die Entwicklung in der Regel bei einem Teil der Eier stecken.

c) Wo die Parthenogenese eingefahren ist, ist sie rein thelytok; wo sie noch nicht stabilisiert ist, treten vereinzelt Männchen und sexuelle Mosaiktiere auf.

2. Die zytologischen Ergebnisse

a) Der Ablauf der Reifeteilungen im parthenogenetischen Ei entspricht genau demjenigen im bissexuellen Ei.

b) Wie bei der bissexuellen Form sind XO- oder XY-Chromosomen vorhanden. Sie werden zufällig verteilt. Trotzdem ist beim XO-Typus die diploide Chromosomenzahl ausschließlich 61. Sie beträgt beim XY-Typus 62.

c) Man kann diese Befunde unter der Annahme interpretieren, daß der Organismus aus dem Verschmelzungsprodukt von Richtungskörpern, dem sog. Richtungskopulationskern (R.K.K.), hervorgeht. Dieser hat immer entweder die XO- oder die XY-Konstitution, und deshalb ist die diploid parthenogenetische *Triquetrella* im wesentlichen auch thelytok.

3. Beweisführung

a) Zu Beginn der Furchung wandert der haploide Eikern an die Eiperipherie. Inzwischen wird der R.K.K. gebildet und durch diese Automixis die diploide Chromosomenzahl wieder hergestellt.

b) Während der R.K.K. sich normal furcht, verfällt der Eikern einer destruktiven Polyploidisierung und seine Descendenden gehen zugrunde. Der R.K.K. blockiert also im parthenogenetischen Ei den Eikern.

c) Im bissexuellen Ei wird der R.K.K. (der auch hier entsteht) vom amphimiktischen Kern blockiert.

d) Im unbesamten bissexuellen Ei vermag weder der Eikern die Richtungskörper zu blockieren, noch umgekehrt. Deshalb entwickeln sich beide und es entsteht ein Chaos.

e) Kreuzt man diploid parthenogenetische Weibchen mit Männchen, so zeigt es sich, daß es parth. Lokalformen gibt, die noch ganz auf bissexuelle Vermehrung rückschalten können, während andere dazu nur noch unvollkommen befähigt sind. Findet eine Amphimixis statt, dann blockiert der Befruchtungskern den R.K.K. und dieser geht zugrunde.

f) Im unbesamten parthenogenetischen Ei der Form mit dem XO-Typus beträgt die diploide Chromosomenzahl 61. Kreuzt man nun solche XO-Weibchen, die noch ganz auf Amphimixis umschalten können, so müßte die diploide Chromosomenzahl 61:62 betragen mit einem kleinen Überschuß an Männchen, gemäß der Verteilung des X. Und wählt man solche XO-Weibchen zur Kreuzung, die nur noch teilweise

umschalten können, so muß ein Überschuß an Tieren mit 61 Chromosomen, also an Weibchen entstehen. Der zytologische und der experimentelle Beweis ist erbracht, daß beides zutrifft.

Literatur

- ASTAUROV, B. L.: High temperature as a tool for controlling development and sex determination: a review of studies in artificial parthenogenesis, androgenesis and elimination of embryonic diapause in silkworm, *Bombyx mori* L. Proc. Zool. Soc. Calcutta, Mookerjee Memor. 29—55 (1957). Hier weitere Literatur.
- FROLOWA, S. L.: Zytologie der künstlichen Parthenogenese bei *Bombyx mori* L. Z. Biol. 4, 275—308, russisch mit dtsh. Zus.fass. (1935).
- NARBEL, M.: La cytologie de la parthénogénèse chez *Apteronota helix* SIEB (Lépid. Psychides). Rev. Suisse Zool. 53, 625—681 (1946).
- NARBEL-HÖFSTETTER, M.: La cytologie de la parthénogénèse chez *Solenobia* sp. (*lichenella* L. ?) (Lépidoptères, Psychides). Chromosoma (Berl.) 4, 56—90 (1950). — La cytologie de la parthénogénèse chez *Luffia ferchaultella* STPH. (Lépid. Psychide). Communication préliminaire. Rev. Suisse Zool. 61, 416—419 (1954). — La pseudogamie chez *Luffia lapidella* GOEZE (Lépid. Psychide). Rev. Suisse Zool. 62, 224—229 (1955).
- PARDI, L.: I primi processi dello sviluppo nell'uovo fecondato delle razze tetraploidi-parthenogenetiche di *Solenobia triquetrella* F. R. (Lepidoptera-Psychidae). Chromosoma (Berl.) 4, 108—147 (1950).
- RIS, H., and R. KLEINFELD: Cytochemical studies on the chromatin elimination in *Solenobia* (Lepidoptera). Chromosoma (Berl.) 5, 363—371 (1952).
- SCHÄFFER, K.: Zur Diagnose der Eliminationssubstanz bei der Eireifung von Schmetterlingen (*Solenobia*). Rev. Suisse Zool. 51, 437—441 (1944).
- SEILER, J.: Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Nebst einem Beitrag zur Kenntnis der Eireifung, Samenreifung und Befruchtung. Arch. Zellforsch. 13, 159—269 (1914). — Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden. IV. Die Parthenogenese der Psychiden. Biologische und zytologische Beobachtungen. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre 31, 1—99 (1923). — Ergebnisse aus der Kreuzung einer diploid-parthenogenetischen *Solenobia triquetrella* mit Männchen einer bissexuellen Rasse. (Vorläufige Mitteilung.) Rev. Suisse Zool. 45, 405—412 (1938). — Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. VIII. Warum treten in F_1 der Kreuzung tetraploid-parthenogenetischer Weibchen von *Solenobia triquetrella* mit Männchen bissexueller Rassen alle Zwischenstufen zwischen den beiden Geschlechtern auf? Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre 79, 473—486 (1941). — Resultate aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch. 17, 513—528 (1942). — Die Verbreitungsgebiete der verschiedenen Rassen von „*Solenobia triquetrella* (Psychidae)“ in der Schweiz. Rev. Suisse Zool. 53, 529—533 (1946). — Die Zytologie und Geschlechtsbestimmung der diploid parthenogenetischen *Solenobia triquetrella*. Arch. Klaus-Stift. Vererb.-Forsch. 28, 40—47 (1953). — Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei *Solenobia triquetrella* F. R. (Lepidoptera, Psychidae). I. Mitt. Die Zytologie der bissexuellen *S. triquetrella*, ihr Verhalten und ihr Sexualverhältnis. Chromosoma (Berl.) 10, 73 bis 114 (1959).

- Seiler, J., u. B. GESSNER: Die automiktischen Vorgänge im Ei der tetraploid parthenogenetischen *Solenobia triquetrella* F. R. (*Psychidae, Lepid.*). Chromosoma (Berl.) **4**, 91—107 (1950).
- , u. O. PUCHTA: Die Fortpflanzungsbiologie der Solenobien (Lepid. Psychidae), Verhalten bei Artkreuzungen und F_1 -Resultate. Wilhelm Roux' Arch. Entwickl.-Mech. Org. **149**, 115—246 (1956).
- , u. K. SCHÄFFER: Der Chromosomenzyklus einer diploid-parthenogenetischen *Solenobia triquetrella*. Arch. exp. Zellforsch. **22**, 215—216 (1938). — Der Chromosomenzyklus einer diploid-parthenogenetischen *Solenobia triquetrella*. Rev. Suisse Zool. **48**, 537—540 (1941).
- SPEICHER, B. R.: Oogenesis in a thelytokous wasp. *Nemeritis canescens* (GRAV.). J. Morph. **61**, 453—471 (1937).
- STALKER, H. D.: Parthenogenesis in *Drosophila*. Genetics **39**, 4—34 (1954).

Professor Dr. J. SEILER,
Zoologisches Laboratorium der E.T.H.
Zürich, Tannenstr. 11

Die Tafel und deren Erläuterung erscheinen umstehend.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I

Alle Photos sind von Prof. RUCH, E. T. H. Zürich, mit seiner Leitz-Spezialapparatur aufgenommen worden. Optik: 1/12 Leitz Fluorit n. A. 1,32 bzw. 1/7 Leitz n. A. 0,95, und Periplanokular 8mal. Abb. 1, 3, 11—13, 19, 20 Vergr. 1500 \times . Abb. 2, 4—10, 14—17 und 21 Vergr. 1000 \times . Abb. 18, 22 und 23 Vergr. 600 \times

Abb. 1. Metaphase I, Polansicht; Tetraden in Verbänden; außen Eischorle; Spindelachse steht tangential zur Eioberfläche. Lägernform

Abb. 2. Metaphase I, Seitenansicht. Spindel noch im Dotter, steht senkrecht zur Eioberfläche. Lokalform von Rotschuh-Gersau

Abb. 3. Metaphase I, stärker vergrößert. Dyaden mit Fasern verbunden. Spindel noch im Dotter. Lokalform von Zimmerberg (Zürich)

Abb. 4. Metaphase I, Spindelachse schief zur Eioberfläche. Das unpaare X sichtbar. Lokalform von Dotzigen (Bern)

Abb. 5. Beginn der Anaphase I. Spindel noch im Dotter. Das unpaare X sichtbar. Ohne Elimination. Dotzigen

Abb. 6. Elimination eben abgeschlossen. Spindelachse schief zur Oberfläche, rechts oben Peripherie des Eies. Lokalform von Frutigen (Bern)

Abb. 7 u. 8. Etwas ältere Anaphasenstadien mit viel Eliminationschromatin; in 8 die Verbindungsfasern zwischen den Dyaden zu sehen. Lägernform

Abb. 9 u. 10. Anaphase I mit nachhinkendem X. Spindelachse tangential zur Eioberfläche, diese in 10 zu sehen. 9 Zimmerberg, 10 Rotschuh-Gersau

Abb. 11—13. Tochterplatten (11, 13) der ersten Reifeteilung, dazwischen Eliminationsplatte (12). Lägernform mit dem XO-Typus. X im Niveau der Eliminationsplatte, nicht zu sehen; in den Tochterplatten 30:30 Autosomen. Spindelachse tangential zur Eioberfläche. In 12 zwischen den Eliminationschromatin die Querschnitte durch die Stützfasern

Abb. 14. Interkinese. Zwischen den beiden Tochterplatten die Eliminationsplatte. Die Spindelfasern der ersten Reifeteilung werden aufgelöst; an der Eiperipherie entsteht eine Vorwölbung von strukturlosem Plasma, das den äußeren Richtungskörper aufnehmen wird. Lokalform von Siblingen (Schaffhausen)

Abb. 15. Pro-Metaphase der zweiten Reifeteilung. Äußere und innere Spindel noch nicht fertig gebildet. Dazwischen die Eliminationsplatte. Diese und die Spindel des ersten Richtungskörpers im Richtungsplasma. Lägernform

Abb. 16. Anaphase II, im ersten Richtungskörper nachhinkend. Lokalform von Ziegelbrücke

Abb. 17. Telophase II, innen vorgerücktes Stadium. Der äußere Deszendent des ersten Richtungskörpers kommt in die Plasmavorwölbung zu liegen. Lägernform

Abb. 18. Späte Telophase II; die beiden Deszendente des ersten Richtungskörpers liegen nicht in der optischen Ebene. Der zweite Richtungskörper und der weibliche Vorkern durch → markiert. Außerhalb des zweiten Richtungskörpers Eliminationsbrocken. Form von Ziegelbrücke

Abb. 19. Haploider Furchungskern der vierten Furchungsteilung mit 31 Chromosomen. Lägernform

Abb. 20. Dasselbe Stadium. Diploider Furchungskern mit 62 Chromosomen. Liegt unmittelbar unter der Eiperipherie. Lägernform

Abb. 21. „Verschmelzungsspindeln“ unter der Eiperipherie, vierte Furchungsteilung. Lägernform

Abb. 22. Vorblastoderm. Verschmelzende Furchungsspindeln an der Eiperipherie. Lokalform von St. Cergues

Abb. 23. Vorblastoderm. Polyploide Spindel unter der Eioberfläche mit „Stäbchenzentrosomen“, bestehend aus einer größeren Zahl von Einzelcentrosomen. St. Cergues

